PEDECIBA BIOLOGÍA

Subárea ZOOLOGÍA

Tesis de Doctorado

Estructura y composición del ensamble de carnívoros (Mammalia; Carnívora) al noreste del Uruguay.

Magister Lorena Coelho

2025

Orientador: Dr. Javier A. Pereira

Co-Orientadores: Dr. José Carlos Guerrero y Dr. Diego Queirolo

Estructura de la tesis

Esta tesis está estructurada en cinco secciones, la introducción general, tres capítulos centrales, y la discusión general.

En la **Introducción general** se describe la fundamentación de la tesis, haciendo hincapié en la relación entre las actividades humanas y los carnívoros. Se realiza una breve descripción de la comunidad de mamíferos del orden Carnívora, en adelante "carnívoros" de Sudamérica y Uruguay. Se deja explícito el objetivo central de la tesis, se describen las características que presenta el área de estudio y se realiza una descripción del diseño de muestreo general de la tesis, que da origen a los datos utilizados en los siguientes capítulos.

En el **Capítulo I** se describe la diversidad de carnívoros terrestres presente en el área de estudio, un área agroganadera al noreste del Uruguay. Se presenta información y estimaciones sobre la riqueza específica, y la abundancia relativa de cada una de las especies presentes en la comunidad.

En el **Capítulo II** se describen y analizan los patrones de actividad y el solapamiento temporal de las especies carnívoros en el área de estudio, y se evalúan distintos factores ambientales que podrían estar influyendo en el comportamiento de estas especies.

En el **Capítulo III** se estudia la probabilidad de ocupación de las especies de carnívoros en el área de estudio. Además, se examinan las variables ambientales que afectan la probabilidad de ocupación por parte de estas especies y se realiza una primera aproximación en la identificación de patrones de segregación o coexistencia interespecífica dentro de este ensamble.

En la **Discusión general** se discute de manera global los resultados obtenidos en los tres capítulos principales de la tesis y, por último, se enumeran los estudios que se podrían realizar a futuro

Resumen

La transformación acelerada de los ecosistemas nativos ha dado lugar a extensas áreas productivas, dejando los remanentes de vegetación aislados y fuertemente influenciados por la matriz que los rodea. El objetivo central de la tesis fue describir los patrones espacio-temporales de las especies de carnívoros presentes en un área agroganadera al noreste de Uruguay e identificar si algunos factores como la presencia humana, presencia de animales domésticos, la estructura vegetal, el paisaje, el uso del suelo, la presencia de otros carnívoros, el momento del día y/o la luminosidad lunar afectan a estos patrones. Para ello, el área de estudio se dividió en tres zonas (A, B y C), que fueron muestreadas sistemáticamente utilizando cámaras trampa, en seis períodos entre octubre de 2015 y diciembre de 2017, con un total de 53 estaciones de muestreo. Inicialmente, se evaluó la diversidad de las especies, seguido de un análisis de sus patrones de actividad, y espacial. Tras un esfuerzo de muestreo de 8.293 días-trampa, se obtuvieron 780 registros independientes de ocho especies de carnívoros, y 3.040 registros independientes de especies asociadas a la actividad humana. Entre las especies más registradas se encontraron el zorrillo (*Conepatus chinga*), el zorro perro (*Cerdocyon thous*) y el gato montés (*Leopardus geoffroyi*). El mano pelada (*Procyon cancrivorus*) fue la única especie exclusivamente nocturna. La probabilidad de ocupación de estas especies estuvo influenciada por siete variables: los días transcurridos desde la presencia de los y las investigadores/as, la época reproductiva, la presencia de perros domésticos, factores relacionados con la estructura de la vegetación, el porcentaje de cobertura de bosque, el porcentaje de cobertura de humedales. Esta tesis busca contribuir al conocimiento sobre los mesocarnívoros en Uruguay, aportando información sobre su diversidad y composición, los patrones espacio-temporales y el uso de los bosques nativos dentro de una matriz agroganadera.

Palabras claves: diversidad, patrón de actividad, uso de hábitat, conservación.

Lista de Tablas

CAPÍTULO I

Tabla 1.1. Área, número de estaciones funcionales, período y total de días-trampa para cada uno de los muestreos realizados……..……..59.

Tabla 1.2. Información básica de las especies de mesocarnívoros registradas, número de registros independientes (Reg. indep.), índice de abundancia relativa (IAR), número de estaciones de registro, junto al porcentaje del que representan del total (incidencia), área donde se registró y gremio trófico al que pertenece……...62.

Tabla 1.3. Valores de diversidad observada y estimada para sus tres dimensiones ^{0}D, ^{1}D, y ^{2}D y el índice de equidad para cada zona del área de estudio……..64.

CAPÍTULO II

Tabla 2.1. Períodos de actividad seleccionados por cada una de las seis especies de carnívoros analizadas. N(w): Número de registros independientes e índice de uso y disponibilidad para cada uno de los períodos (diurno, crepuscular y nocturno), se marcan en negrita los períodos seleccionados por la especie …….86.

Tabla 2.2. Coeficientes de solapamiento (Δ), con sus intervalos de confianza del 95%, de cada especie en las dos épocas del año analizadas (otoño-invierno, O-1 con primavera-verano, P-V). Se indica el número de registros entre paréntesis, junto con los resultados de la prueba de Mardia-WatsonWheleer (W) (valores con * indican diferencias significativas).....90.

Tabla 2.3 Coeficientes de solapamiento (Δ), con sus intervalos de confianza del 95%, ordenados de menor a mayor para cada uno de los pares de especies de carnívoros identificados en el área de estudio. Se indica el número de registros entre paréntesis, junto con los resultados de la prueba de Mardia-WatsonWheleer (W) (valores con * indican diferencias significativas).....91.

Tabla 2.4 Coeficientes de solapamiento (Δ), con sus intervalos de confianza del 95%, para cada uno de los pares de especies de carnívoros identificados en el área de estudio en cada una de las épocas del año, otoño-invierno, y primavera-verano. Se indica el número de registros entre paréntesis, junto con los resultados de la prueba de Mardia-WatsonWheleer (W) (valores con * indican diferencias significativas).....92.

Tabla 2.5. Pares de especies carnívoros – animales domésticos, carnívoros - ser humano. Coeficientes de solapamiento (Δ) con sus intervalos de confianza del 95% junto con los resultados de la prueba de Mardia-WatsonWheleer (W) (valores con * indican diferencias significativas).....93.

Tabla 2.6. Resultados de la prueba de Mann-Whitney (U) (valores con * indican diferencias significativas), donde se compara el patrón de actividad del zorrillo entre las distintas categorías de luminosidad lunar determinadas……95.

CAPÍTULO III

Tabla 3.1. Pesos de componentes de análisis de componentes principales realizados con de la estructura vegetal, (alt de tapiz), altura del tapiz herbáceo (m), (den. leñ) densidad de leñosas (ind/ha), (cob. leñ) porcentaje de cobertura de leñosas (%), (cob. her) cobertura de tapiz herbáceo (%), (PVB) perfil vertical bajo (0-1 m), (PVM) perfil vertical medio (1-3 m) y (PVA) perfil vertical alto (> 3 m)……109

Tabla 3.2. Listado de covariables seleccionadas para el desarrollo de los modelos de ocupación. Se detallan los tipos de covariables, factores considerados, descripción de la covariable y sus códigos respectivos……110.

Tabla 3.3. Número de estaciones de muestreo de cada área y total para el área de estudio en las que se registraron las especies de carnívoros. Se indica el número de estaciones donde fueron registradas en cada área. y entre paréntesis el porcentaje que corresponde teniendo en cuenta el menor número de estaciones por área……112.

Tabla 3.4. Resultados de los modelos finales para el gato montés (*Leopardus geoffroyi*) con un ΔAIC ≤ 2. nPars: número de parámetros para cada modelo. AIC: Criterio de Información de Akaike. ΔAIC: diferencia entre un modelo y el modelo con AIC inmediatamente menor. En negrita se encuentran los cincos modelos con menor AIC. p-valor (*) indica significancia estadística…….....…..….113.

Tabla 3.5. Estimadores para la probabilidad de detección y ocupación de los modelos con mayor AIC del gato montés (*Leopardus geoffroyi*) junto a su desvío estándar y p-valor. (*) indica significancia estadística…….……...114.

Tabla 3.6. Resultados de los modelos finales para el margay (*Leopardus wiedii*) con un ΔAIC ≤ 2. nPars: número de parámetros para cada modelo. AIC: Criterio de Información

de Akaike. ΔAIC: diferencia entre un modelo y el modelo con AIC inmediatamente menor. Códigos de las variables en tabla 3.1……. 115.

Tabla 3.7. Estimadores para la probabilidad de detección y ocupación de los modelos con mayor AIC del margay (*Leopardus wiedii*) de los cinco modelos con mayor AIC junto a su desvío estándar y p-valor. (*) indica significancia estadística. Códigos de las variables en tabla 3.1…… 116.

Tabla 3.8. Resultados de los modelos finales para el zorro gris (*Lycalopex gymnocercus*) con un ΔAIC ≤ 2. nPars: número de parámetros para cada modelo. AIC: Criterio de Información de Akaike. ΔAIC: diferencia entre un modelo y el modelo con AIC inmediatamente menor. Códigos de las variables en tabla 3.1…….……..……117.

Tabla 3.9. Estimadores para la probabilidad de detección y ocupación de los modelos con mayor AIC del zorro gris (*Lycalopex gymnocercus*) junto a su desvío estándar y p-valor. (*) indica significancia estadística. Códigos de las variables en tabla 3.1……..... 117.

Tabla 3.10. Resultados de los modelos finales para el zorro perro (*Cerdocyon thous*) con un ΔAIC ≤ 2. nPars: número de parámetros para cada modelo. AIC: Criterio de Información de Akaike. ΔAIC: diferencia entre un modelo y el modelo con AIC inmediatamente menor. En negrita se encuentran los cincos modelos con menor AIC. Códigos de las variables en tabla 3.1……...……..... 118.

Tabla 3.11. Estimadores para la probabilidad de detección y ocupación de los modelos con mayor AIC del zorro perro (*Cerdocyon thous*) junto a su desvío estándar y p-valor. (*) indica significancia estadística. Códigos de las variables en tabla 3.1……..…. 119.

Tabla 3.12. Resultados de los modelos finales para el zorrillo (*Conepatus chinga*) con un ΔAIC≤2. nPars: número de parámetros para cada modelo, AIC: Criterio de Información de Akaike, ΔAIC: diferencia entre un modelo y el modelo con AIC inmediatamente menor. Códigos de las variables en tabla 3.1……...……..120.

Tabla 3.13. Estimadores para la probabilidad de detección y ocupación de los modelos con mayor AIC del zorrillo (*Conepatus chinga*) junto a su desvío estándar y p-valor. (*) indica significancia estadística. Códigos de las variables en tabla 3.1……..…120.

Tabla 3.14. Resultados de los modelos finales para el mano pelada (*Procyon cancrivorus*) con un ΔAIC ≤ 2. nPars: número de parámetros para cada modelo. AIC: Criterio de Información de Akaike. ΔAIC: diferencia entre un modelo y el modelo con AIC inmediatamente menor. Códigos de las variables en tabla 3.1.....121.

Tabla 3.15. Estimadores para la probabilidad de detección y ocupación de los modelos con mayor AIC del mano pelada (*Procyon cancrivorus*) junto a su desvío estándar y p-valor. (*) indica significancia estadística. Códigos de las variables en tabla 3.1. …...122.

Tabla 3.16. Resultados de los dos mejores modelos finales con ΔAIC ≤ 2 dónde fueron incluidas las otras especies de carnívoros. nPars: número de parámetros para cada modelo. AIC: Criterio de Información de Akaike. ΔAIC: diferencia entre un modelo y el modelo con AIC inmediatamente menor……..123.

Tabla 3.17. Estimadores para la probabilidad de ocupación de todos los carnívoros en presencia de las otras especies de carnívoros. en negrita se muestran los valores de los modelos que superan al modelo sin especies de carnívoros (*Indica diferencias estadísticamente significativas)..... 124.

ANEXO 1

Tabla 1. Modelos de detección para el gato montés (*Leopardus geoffroyi*) ……..…156.

Tabla 2. Modelos de detección para el margay (*Leopardus wiedii*) ……156.

Tabla 3 Modelos de detección para el zorro perro (*Cerdocyon thous*).....157.

Tabla 4. Modelos de detección para el zorro gris (*Lycalopex gymnocercus*).....157.

Tabla 5. Modelos de detección para el zorrillo (*Conepatus chinga*).....157.

Tabla 6. Modelos de detección para el mano pelada (*Procyon cancrivorus*).....158.

Tabla 7. Modelo de ocupación para el gato montés (*Leopardus geoffroyi*).....158.

Tabla 8. Modelo de ocupación para el margay (*Leopardus wiedii*).....159.

Tabla 9. Modelo de ocupación para el zorro perro (*Cerdocyon thous*).....160.

Tabla 10. Modelo de ocupación para el zorro gris (*Lycalopex gymnocercus*).....161.

Tabla 11. Modelo de ocupación para el zorrillo (*Conepatus chinga*).....162.

Tabla 12. Modelo de ocupación para el mano pelada (*Procyon cancrivorus*).....163.

Lista de Figuras

INTRODUCCION

Figura 1. Localización geográfica del área de estudio. A) Ubicación de Uruguay en América del Sur, junto a sus países limítrofes: Br: Brasil y Ar: Argentina. B) Ubicación de los departamentos de Rivera y Tacuarembó, donde se localiza el área de estudio (remarcada en color negro). C) Ubicación de las tres zonas en las que se dividió el área de estudio, señaladas en tres tonalidades de verde, junto con las rutas, ciudades y localidades más cercanas……30.

Figura 2. Formaciones vegetales que se pueden distinguir en el área de estudio. A) Pradera en la serranía. B) Bosque Ribereño. C) Bosque serranos continúo. D) Bosque serrano parchoso……..……..32

Figura 3. Actividad antrópica que caracteriza las zonas A y B. A) Ganadería extensiva vacunos. B) Ganadería extensiva ovina. C) Área donde coexisten ganado y forestación de Pinusspp.....34.

Figura 4. Actividad antrópica que caracteriza la zona C. A) Zona agrícola: explotación agrícola con arroz (*Oryza sativa*). B) Ganadería extensiva de bovinos……..…35.

Figura 5. Estaciones de muestreo colocadas en el área de estudio considerando las tres zonas identificadas. Las estaciones que permanecieron activas sólo en uno de los muestreos (rombos violetas) corresponden a las zonas B (una estación) y C (tres estaciones).....38.

CAPÍTULO I

Figura 1.1. Mapa de las estaciones de muestreo ubicadas en el área de estudio considerando las zonas A, B y C……58.

Figura 1.2. Fotos de algunos registros de las ocho especies de mesocarnívoros captadas durante el muestreo. A) *Leopardus geoffroyi*, gato montés; B) *Leopardus wiedii*, margay; C) *Lycalopex gymnocercus*, zorro gris; D) *Cerdocyon thous*, zorro perro; E) Tres individuos de *Galictis cuja*, hurón: F) *Conepatus chinga*, zorrillo; G) *Lontra longicaudis*, lobito de río: y H) *Procyon cancrivorus*, mano pelada……..……..63.

Figura 1.3. Cuadro superior: Diversidad de especies con relación al número de individuos capturados para las zonas A, B y C. Cuadro inferior: diversidad de especies con relación a la cobertura de muestra en cada zona. Las líneas punteadas en cada curva representan

la extrapolación (diversidad esperada) y líneas continuas la interpolación (diversidad observada). Los círculos naranjas representan el número de Hill del orden q0 (riqueza de especies); los triángulos azules el orden q1 (diversidad) y los cuadrados violetas el orden q2 (especies dominante). Las áreas sombreadas representan los intervalos de confianza al 95 % usando Bootstrap muestreo……..…….65.

Figura. 1.4. Curvas de Rango-Abundancia de las siete especies de carnívoros en cada una de las zonas en las que se dividió el área de estudio. L.ge = *Leopardus geoffroyi*, L.w = *Leopardus wiedii*, L.g = *Lycalopex gymnocercus*, C.t = *Cerdocyon thous*, C.c = *Conepatus chinga*, P.c = *Procyon cancrivorus*, y G.c = *Galictis cuja*……...67.

Figura 1.5. Tasa de captura promedio e incidencia de todas las especies de mamíferos sin considerar la presencia de ganado. La línea divide los cuadrantes, teniendo en cuenta los valores medios. Códigos de las especies: C.c: *Conepatus chinga*, C.t: *Cerdocyon thous*, G.c: *Galictis cuja*, L.ge: *Leopardus geoffroyi*, L.g: *Lycalopex gymnocercus*, L.l: *Lontra longicaudis*, L.w: *Leopardus wiedii*, P.c: *Procyon cancrivorus*…….……68.

CAPÍTULO II

Figura 2.1. Mapa de las estaciones de muestreo instaladas en el área de estudio considerando las zonas A, B y C……81.

Figura 2.2. Porcentaje de registros en los tres períodos en los que se dividió el día (diurno, noche y crepúsculo), de las seis especies de carnívoros consideradas para este análisis. L.ge = *Leopardus geoffroyi*, L.w = *Leopardus wiedii*, C.t = *Cerdocyon thous*, L.g = *Lycalopex gymnocercus*, C.c = *Conepatus chinga*, P.c = *Procyon cancrivorus*……...85.

Figura 2.3. Patrón de actividad (representado de color azul) general y estacional junto con el vector medio de cada especie de carnívoro con más de 10 registros en cada época del año. Los círculos menores sobre el margen del gráfico de cada especie representan la densidad de Kernel. Las posiciones de la hora solar se muestran con rotación en el sentido de las agujas del reloj de la siguiente manera 3π/2=Atardecer, 0=Medianoche, π/2=Amanecer y π=Mediodía solar; la mitad derecha del círculo representa la noche y la mitad izquierda representa el día (las referencias gráficas se muestran en el primer gráfico circular).....88.

Figura 2.4. Patrón de actividad por hora (representado de color azul) y vector medio de actividad de cada una de las especies asociadas a la actividad humana registradas. A. vaca

(*Bos Taurus*). B. oveja (*Ovis aries*). C. ser humano (*Homo sapiens*). D. perros domésticos (*Canis lupus*) y E. caballos (*Equus caballus*). en un área agroganadera al noreste de Uruguay. Los círculos menores sobre el margen del gráfico de cada especie representan la densidad de Kernel. Las posiciones de la hora solar se muestran con rotación en el sentido de las agujas del reloj de la siguiente manera 3π/2=Atardecer. 0=Medianoche. π/2=Amanecer y π=Mediodía solar; la mitad derecha del círculo representa la noche y la mitad izquierda representa el día……89.

Figura 2.5. Actividad nocturna de cinco especies de mesocarnivoros analizadas de acuerdo al porcentaje de luminosidad lunar. L.ge = *Leopardus geoffroyi*, L.w = *Leopardus wiedii*, C.t = *Cerdocyon thous*, C.c = *Conepatus chinga*, P.c = *Procyon cancrivorus*…….……94.

Figura 2.6. Representación gráfica de la media de los datos junto con su variabilidad. para cada una de las categorías de luminosidad lunar para *Conepatus chinga*……...95.

CAPÍTULO III

Figura 3.1. Mapa de las estaciones de muestreo colocadas en el área de estudio considerando las zonas A. B y C……...106.

ANEXO 1

Fig.1 Tabla de correlación de las variables de ocupación. Código de las variables en la tabla 3.1…….……156.

Agradecimientos

Quiero realizar un especial reconocimiento a todas las personas e instituciones que, de una u otra forma, hicieron posible la realización de esta tesis:

A PEDECIBA, por aceptarme como estudiante y brindarme un espacio para crecer académica y profesionalmente.

A la ANII, por la beca de doctorado que me permitió dedicar el tiempo necesario para desarrollar este trabajo con el compromiso y la profundidad que requería.

Al Centro Universitario Rivera (CUR), por facilitarme el uso de sus locaciones, la compra de insumos y el apoyo logístico fundamental para el desarrollo del trabajo de campo.

A la Intendencia de Rivera, por brindarnos alojamiento en sus hogares estudiantiles durante las campañas.

A mis orientadores, Dr. Javier Pereira, Dr. Diego Queirolo y Dr. José Carlos Guerrero, por aceptarme como estudiante, y compartir conmigo su conocimiento y experiencia.

A los integrantes de la comisión de seguimiento, Dra. Susana González y Dr. Álvaro Soutullo, por su acompañamiento atento y sus valiosos aportes a lo largo del proceso.

A los miembros del tribunal evaluador, Dr. Ariel Farías**,** Dr. Álvaro Soutullo y Dra. Flavia Tirelli, quienes con gran dedicación me acompañaron en la etapa final de escritura, realizando sugerencias fundamentales que me permitieron culminar esta etapa tan significativa de mi vida.

A los miembros de la SIS Dra. Macarena Gonzales, Dr. Marcelo Loureiro y Dr. Luis Fernando García por también desde su lograr acompañar este largo proceso.

A José Maria Bessonart y Ludmila Profumo por ayudarme y enriquecer la tesis.

A todos y todas las integrantes del Departamento de Ecología y Biología Evolutiva, por sus constantes palabras de aliento. En especial, a Laura Monte de Oca y Estefanía Stanley, por su apoyo continuo.

A Lorena y Winder, por abrirnos las puertas de su casa. En su nombre, agradezco profundamente a todos/as los/as propietarios/as de campos que nos permitieron instalar las cámaras, y que nos recibieron con cariño: Pagalday, Casala, Enido, Enidia, y muchos/as otros/as.

A Sandra y Juancito, por las tardes compartidas de mates, que tanto reconfortaron el espíritu.

Al almacén de Lotito, por los inolvidables postres de maní que alegraron más de una jornada.

A cada uno/a de los/as locos/as lindos/as que me acompañaron en el campo… gracias por su energía y compañía. Nadia, Eliana, Eloisa, Gabriel, Nancy, Estefa, Laura, Majo, Erika, Rodrigo, estudiantes y chofer del CUR Decler y Franche Especial agerdecimiento a mi moto.

A mis queridas colegas de Rio Cuarto apart…

A Wilma, Mache, Meche, Ángela, Nico, Eli y Chano, por brindarme un lugar donde escribir esta tesis. Su hospitalidad y generosidad me ayudaron a sostenerme en los momentos más intensos.

A mis padres y a mi hermana, por estar siempre presentes y apoyar cada uno de mis emprendimientos con amor y confianza. Muy especialmente, a mi abuela, quien desde siempre me transmitió su amor por la naturaleza, inspiración constante en este camino.

A Franchesca, mi cachorra, por acompañarme con ternura en cada una de las locuras que se le ocurren a su madre. A Decler Nogues, por ser el gran compañero de mi vida. Ambos vivieron conmigo el esfuerzo de esta tesis, comprendiendo y acompañando incluso los fines de semana en los que no pudimos compartir.

A todo y toda aquella que me olvide de incluir…

Porque esta tesis no hubiera sido posible sin la ayuda de mucha mucha gente….

¡MUCHAS GRACIAS!

Tabla de contenidos

Estructura de la tesis 2
Resumen 3
Lista de Tablas 4
Lista de Figuras 8
Agradecimientos 11

INTRODUCCIÓN GENERAL 16
Introducción general 17
Especies objeto de estudio: características generales de los carnívoros 21
Mamíferos carnívoros en Sudamérica y Uruguay 22
Antecedentes en el estudio de los carnívoros en Uruguay 26
Objetivo general de la tesis 28
Área de estudio 29
Muestreo piloto 36
Diseño de muestreo 36
Bibliografía 39

CAPÍTULO I. Diversidad de carnívoros presentes en un área agroganadera del noreste del Uruguay 51
Resumen 52
1.1.Introducción 53
1.2. Objetivo general 56
1.3. Objetivos específicos 56
1.4. Hipótesis 57
1.5. Predicciones 57
1.6. Materiales y Métodos 58
1.6.1. Diseño de muestreo 58
1.6.2. Procesamiento y análisis de datos 59
1.7. Resultados 61
1.7.1 Diversidad alfa 61
1.7.2 Comparación entre áreas 63
1.8. Discusión 68

CAPÍTULO II. Patrón de actividad de mesocarnívoros presentes en un área agroganadera al noreste de Uruguay 73
Resumen 75
2.1. Introducción 76
2.2. Objetivo general 79
2.3. Objetivos específicos 79
2.4. Hipótesis 80
2.5. Predicciones 80
2.6. Materiales y métodos 81
2.6.1. Diseño de muestreo y colecta de datos 81
2.6.2. Análisis de datos 82
2.7. Resultados 85
2.7.1. Clasificación y patrón de actividad diario de cada especie 85
2.7.2. Comparación de patrón de actividad entre estaciones del año 90
2.7.3. Solapamiento temporal entre especies 90
2.7.4. Luminosidad lunar 93
2.8. Discusión 95

CAPÍTULO III. Patrón espacial de los mesocarnívoros que habitan un área agroganadera al noreste de Uruguay. 98
Resumen 99
3.1. Introducción 100
3.2. Objetivo general 103
3.3. Objetivos específicos 103
3.4. Hipótesis general 104
3.5. Predicciones 104
3.6. Materiales y métodos 105
3.6.1. Diseño de muestreo 105
3.6.2. Análisis de datos 105
3.6.3. Covariables 106
3.6.3.1. Covariables de detección 106
3.6.3.2. Covariables de ocupación 106
3.6.4. Modelos de ocupación para una única estación y única especie 109
3.6.5. Interacción espacial entre mesocarnívoros 110
3.7. Resultados 111
3.7.1. Modelos de ocupación de única estación y única especie 111
3.7.1.1. Correlación de variables 111

3.7.1.3. Modelos finales 112
3.7.2. Interacción espacial entre los mesocarnívoros 121
3.8. Discusión 124

DISCUSIÓN GENERAL 127
Discusión general 128

Bibliografía 132

Anexo I 155

INTRODUCCIÓN GENERAL

Zorro gris (*Lycalopex gymnocercus*) Autora de la foto: Alexandra Cravino

Introducción general

En las últimas décadas, el crecimiento constante de la población humana ha generado un aumento significativo en la demanda de recursos fundamentales como alimentos, agua dulce, madera, fibras y combustibles (WWF, 2012). Esta tendencia ha impulsado al ser humano a transformar los ecosistemas a una velocidad sin precedentes, lo que plantea una gran incertidumbre sobre cómo estos ecosistemas podrían responder a tales cambios (Steffen et al., 2004). Más de la mitad de los servicios ecosistémicos analizados en la Evaluación de Ecosistemas del Milenio (MEA) están siendo degradados o usados de manera insostenible, incluyendo el agua dulce, aire y la regulación del clima a nivel local y regional (MEA, 2005). Esta acelerada transformación ha convertido a los ecosistemas nativos, que albergan una gran diversidad de especies, en extensas áreas de producción agrícola y/o ganaderas y los remanentes de vegetación nativa se encuentran rodeados por zonas altamente modificadas, lo que hace que estén profundamente influenciadas por la interacción con la matriz circundante (Kupfer et al., 2006; Perfecto y Vandermeer, 2008). Estas actividades antrópicas conllevan diversas consecuencias para los ecosistemas naturales, como la pérdida de biodiversidad debido a la degradación del hábitat, la fragmentación de los paisajes naturales y la introducción de especies exóticas invasoras, lo cual se suma a la contaminación del suelo, el agua y el aire, así como la alteración de los ciclos bioquímicos (Kupfer et al., 2006; Perfecto y Vandermeer, 2008).

En particular, el orden Carnívora (desde aquí en más nombrado como "carnívoros") cuenta con el 30% de sus especies en alguna de las categorías de amenaza de la Lista Roja de UICN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza) y con seis especies catalogadas como extintas y una especie con peligro de extinción (UICN, 2024). Las amenazas que sufren estas especies son en su mayoría de origen antrópico (Woodroffe, 2000; Cardillo et al., 2004). Los grandes rangos de hogar, las bajas densidades poblacionales, y sus requisitos alimenticios, hacen a los carnívoros vulnerables a la extinción local en los paisajes dominados por el ser humano y propensos a entrar en conflicto con este (Linnell et al., 2001; Crooks, 2002; Treves y Karanth, 2003; Van de Kerk et al., 2013). Este problema se ve agravado con el aumento de la masa corporal de las especies (Ceballos et al., 2005; Schipper et al., 2008; Inskip y Zimmermann, 2009). Sin embargo, la información acerca del conflicto entre los seres humanos y los pequeños carnívoros es limitada, lo que dificulta la comprensión precisa del grado de conflicto que existe con este grupo (Inskip y Zimmermann, 2009).

Hacer frente a las amenazas que sufren estos animales, ha sido uno de los principales objetivos de la conservación, utilizando a las áreas protegidas como una de sus principales herramientas. Sin embargo, se ha observado que estas áreas suelen ser demasiado pequeñas para los requerimientos de los carnívoros, y, por lo tanto, insuficientes para su conservación (Dirzo et al., 2014), especialmente para los carnívoros de mayor tamaño (Ripple et al., 2014). Inclusive se estima que, aunque fuera posible aumentar cerca de un 20% la superficie global de las áreas protegidas (UNEP, 2011), para el 2040 la mayoría de los grandes carnívoros reducirán sus rangos de distribución entre un 33% y 81% (Di Minin et al., 2016). Este panorama resalta la urgencia de incluir las áreas de uso antrópico en los planes de conservación de los carnívoros (Carter y Linnell, 2016; Di Minin et al., 2016; Bowyer et al., 2019).

Por otra parte, la transformación acelerada de los ecosistemas nativos ha dado lugar a extensas áreas productivas, dejando los remanentes de vegetación aislados y fuertemente influenciados por la matriz que los rodea. La ganadería, es una actividad antrópica ampliamente extendida (Niamir-Fuller et al., 2012), se caracteriza por presentar bajas densidades de población humana y un bajo nivel de insumos en comparación con otros sistemas de producción agrícola o áreas urbanizadas (Thornton et al., 2002; Reid et al., 2010). En este contexto, las áreas ganaderas son frecuentemente habitadas por la fauna silvestre, coexistiendo con el ser humano, lo que conlleva a la generación de conflictos, particularmente con los carnívoros (Treves y Karanth, 2003). Desde el punto de vista humano, estos conflictos refieren a consumo de ganado y/o animales domésticos, así como al riesgo para las personas (Kleiven et al., 2004; Woodroffe et al., 2005). Estos conflictos implican además una pérdida económica significativa para la población rural, en especial para los pequeños productores o productores familiares (Gittleman et al., 2001; Sillero-Zubiri y Laurenson, 2001). Lo que ha llevado a que los pobladores rurales persigan, y empleen métodos letales contra las especies de carnívoros, bajo la acusación de ataques al ganado (Treves y Karanth, 2003; Woodroffe et al., 2005; Inskip y Zimmermann, 2009; Dickman, 2010; Ripple et al., 2014; González et al., 2016; Cravino et al., 2024). Sin embargo, esta persecución suele basarse en percepciones erróneas o no confirmadas (Treves y Karanth, 2003), sin considerar otros factores como las enfermedades, el robo de ganado y el ataque de otras especies como perros asilvestrados (Young et al., 2011; Chinchilla et al., 2022). Este control puede tener un impacto devastador en el tamaño y distribución de las poblaciones de carnívoros (Treves et al., 2011) convirtiéndose, por lo tanto, en uno de los principales conflictos entre el ser

humano y las especies de este orden (Treves y Karanth, 2003; Inskip y Zimmermann, 2009; Dickman, 2010; Ripple et al., 2014; González et al., 2016; Chinchilla et al., 2022). Se ha demostrado que factores como la densidad del ganado, la abundancia de las presas nativas, la distancia a asentamientos humanos, la distancia a cuerpos de agua, el tipo de hábitat y las prácticas de manejo del ganado influyen en el riesgo de depredación (Novaro et al., 2004; Woodrofe et al., 2005; Chinchilla et al., 2022).

Asimismo, el sobrepastoreo asociado a la ganadería tiene efectos indirectos pero muy significativos en los carnívoros (Novaro et al., 2000; Sharma et al., 2015; Barbar et al., 2018; Cravino et al., 2024), ya que conlleva a la reducción de la cobertura de herbáceas, la homogeneización y simplificación de la estructura vegetal, lo que a su vez incrementa la erosión del suelo (Wasiolka y Blaum, 2011) y provoca un efecto en cascada sobre los herbívoros (Riginos et al., 2012; Young et al., 2018). Lo antes mencionado, termina impactando sobre la disponibilidad de presas, la cobertura de hábitat y refugio para los carnívoros (Novaro et al., 2005; Pereira et al., 2012; Schieltz y Rubenstein, 2016; Barbar et al., 2018). Los carnívoros de hábitos más generalistas o que se alimentan de carroña tienen una ventaja y pueden incluso desplazar a aquellos más especializados en presas sensibles a los cambios ocasionados por el sobrepastoreo (Palomares y Caro, 1999; Linnell y Strand, 2000; Prugh et al., 2009). Pereira et al. (2012) estudiaron una población de gato montés (*Leopardus geoffroyi*) en un área con ganado bovino y un área protegida sin ganado en la provincia de La Pampa (Argentina). Observaron una mayor abundancia de presas en el área sin ganado y los desplazamientos diarios de estos félidos eran más amplios en los establecimientos ganaderos, pudiendo estar asociado a un mayor esfuerzo de búsqueda de presas en estos sitios. Por consiguiente, el pastoreo puede generar cambios a nivel comunitario en la diversidad y en la composición de las especies presentes. A nivel de especies pueden surgir modificaciones en el comportamiento, como en el uso del hábitat o en la dieta, impactando en aspectos como la estructura de edades, la proporción de sexos, la supervivencia o la fecundidad. Con el tiempo, estos cambios pueden alterar el tamaño de la población y sus tasas de crecimiento, incluidos extremos como la extinción local (Schieltz y Rubenstein, 2016). Por otra parte, al considerar la trayectoria histórica de la ganadería, algunos autores sostienen que esta actividad antrópica ha modificado de forma irreversible a los ecosistemas, impidiendo su regreso a un estado "prístino". Es por ello que estas áreas, en su estado actual, son consideradas relevantes para la conservación, ya que muchas de ellas continúan sustentando vida silvestre fuera de las áreas protegidas (Niamir-Fuller et al., 2012).

La región templada de América del Sur no se queda atrás en lo que refiere a esta transformación del paisaje. Los Pastizales del Río de la Plata (PRP) constituyen uno de los biomas de pastizales templados húmedos y subhúmedos de América del Sur y unos de los más extensos del planeta (Baeza et al., 2022), ocupando más de 7.500.000 km^2, incluyendo el Noreste de Argentina, la totalidad de Uruguay y el sur de Brasil, rodeando al Río de la Plata (Soriano, 1992; Paruelo et al., 2007). Componen una importante reserva de carbono a nivel global y presentan una gran diversidad de especies vegetales y animales (Jaurena et al., 2016; Modernel et al., 2016), contando con la mayor riqueza de gramíneas a nivel mundial (Bilenca y Miñarro, 2004). Este bioma ha sido severamente modificado en los últimos tiempos (Modernel et al., 2016; Paruelo et al., 2016); desde el 2001 al 2018 se han perdido 2,4 millones de hectáreas de pastizales que fueron convertidos en áreas agrícolas o forestales. En el caso del Uruguay se perdió un 10% de sus pastizales en este período (Baeza et al., 2022).

Particularmente, en Uruguay, los pastizales abarcan alrededor del 65% del territorio, mientras que los bosques cubren aproximadamente el 5% del país, principalmente a lo largo de los cursos de agua (DIEA-MGAP, 2022). Lo que propició que, en la primera mitad del siglo XVII, la ganadería bovina se introdujera en el territorio nacional con fines productivos (Barrios-Pintos, 2011). En la actualidad, la actividad ganadera ocupa alrededor del 80% de la superficie de Uruguay (DIEA-MGAP, 2022), siendo una de las principales fuentes de ingresos económicos del país (DIEA, 2021). En esta matriz productiva, los conflictos humano-fauna silvestre suelen ocurrir (Frade, 2016). Por su parte, como corredores y fuentes de biodiversidad, los bosques constituyen ecosistemas de gran relevancia para el país a pesar de su baja superficie (Brazeiro, 2014), incluso para la actividad ganadera, a pesar de que la misma suela proyectarse únicamente sobre el pastizal (González, 2022). Por otra parte, los bosques nativos brindan diversos servicios ecosistémicos, como la producción primaria, la generación de hábitat para la fauna y flora y el ciclado de nutrientes, la provisión de materiales o productos consumibles, la regulación del clima o del flujo hídrico, el control de enfermedades y plagas, la depuración del agua y la polinización de cultivos, beneficios espirituales, educativos, religiosos y recreativos, que se pueden obtener a partir de vivencias en un ecosistema (Brazeiro, 2014).

Especies objeto de estudio: características generales de los carnívoros

Los carnívoros constituyen un grupo de vertebrados altamente especializados en la depredación, alimentándose comúnmente de otros vertebrados. Siendo uno de los caracteres diagnóstico del grupo la presencia de las llamadas muelas carniceras, cuarto premolar superior y primer molar inferior, que corta fibras de carne animal con gran eficiencia (Eisenberg y Redford, 1999). No obstante, muchas especies presentan dietas omnívoras que incluyen frutos e invertebrados, lo que amplía su nicho ecológico y facilita su presencia en diversos ambientes (Berta, 1982; Bueno y Motta-Junior, 2004; Gatti et al., 2006; Martinelli y Volpi, 2010). Estas características, junto con sus bajas tasas reproductivas y densidades poblacionales, representan un desafío tanto para su estudio ecológico como para su conservación (Zúñiga y Jiménez, 2010; Servín, 2013).

Los grandes carnívoros desempeñan un papel fundamental como depredadores top, modulando la estructura de las comunidades a través del control tanto de las poblaciones de presas como de otros carnívoros, e influyendo en procesos ecosistémicos clave como la regeneración vegetal, los ciclos biogeoquímicos y la dinámica de enfermedades (Estes et al., 2011). Mediante la depredación, que no solo afectan la abundancia de las presas, sino también su comportamiento, generando efectos indirectos que benefician a la comunidad vegetal (Ripple y Beschta, 2004; Donadio y Buskirk, 2016). A través de la competencia, también regulan las poblaciones y el comportamiento de los mesocarnívoros, limitando su acceso a recursos y restringiendo su distribución espacial (Prugh y Sivy, 2020). Además, los grandes depredadores proveen una fuente constante de alimento para carroñeros (Barry et al., 2019). Por otra parte, su importancia ecológica ha llevado a que los grandes carnívoros sean considerados especies bandera para la conservación (Carroll et al., 2001). No obstante, su necesidad de amplios territorios, una alta disponibilidad de presas y sus bajas tasas reproductivas dificultan su recuperación tras los conflictos con los seres humanos, lo que los hace especialmente vulnerables en paisajes alterados por la actividad humana (Prugh et al., 2009; Ripple et al., 2014).

A medida que las poblaciones de grandes carnívoros disminuyen o se extinguen en diversas regiones del mundo, principalmente como consecuencia de la persecución humana y la pérdida de hábitat, la abundancia de carnívoros más pequeños tiende a incrementarse significativamente. Este fenómeno, conocido como liberación de mesodepredadores (Prugh et al., 2009; Ripple et al., 2014), que la fragmentación del

hábitat intensifica (Roemer et al., 2009), genera escenarios en los que los mesocarnívoros podrían asumir funciones ecológicas clave (Purvis et al., 2000). En este contexto, los mesocarnívoros han emergido como actores clave en la dinámica ecológica de muchos sistemas. Estas especies, de tamaño corporal intermedio, no solo superan ampliamente a los grandes carnívoros en riqueza de especies, sino que exhiben una notable plasticidad ecológica y comportamental (Roemer et al., 2009). Gracias a su menor tamaño y a su capacidad de adaptación a una amplia gama de ambientes, los mesocarnívoros tienden a ser más abundantes que los grandes carnívoros. Además, frecuentemente son percibidos como recursos que pueden aprovecharse, o bien como plagas o alimañas agrícolas, cuyas interacciones con las actividades humanas deben ser gestionadas o mitigadas (Roemer et al., 2009). Aunque históricamente se los ha considerado secundarios en términos funcionales, evidencia reciente indica que pueden desempeñar roles fundamentales, especialmente en escenarios donde los grandes carnívoros están ausentes, en ecosistemas insulares o simplificados, o cuando han sido introducidos como especies exóticas (Roemer et al., 2009; Prugh y Sivy, 2020). Además, los mesocarnívoros pueden ocupar funciones ecológicas únicas que no pueden ser reemplazadas por carnívoros de mayor tamaño, como la dispersión directa de semillas o la depredación de especies clave en la dispersión (Roemer et al., 2009). No obstante, aunque pueden asumir funciones parcialmente análogas, diversos estudios demuestran que no replican el control ecológico ejercido por los grandes carnívoros (Avrin et al., 2023). Estudios comparativos han demostrado que especies como el coyote (*Canis latrans*), no logran sustituir el control que ejerce el puma (*Puma concolor*) sobre el gremio de carnívoros (Avrin et al., 2023).

Mamíferos carnívoros en Sudamérica y Uruguay

En el Neotrópico se han descrito 84 especies de carnívoros pertenecientes a ocho familias: Felidae, Canidae, Mefitidae, Mustelidae, Otaridae, Phocidae, Procyonidae y Ursidae (Nagy-Reis et al., 2020). Particularmente en Sudamérica presentan una gran variedad de tamaños, desde los 900 gr. del olinguito (*Bassaricyon neblina*) a los 175 kg del oso de anteojos (*Tremarctos ornatus*) y poseen diversos hábitos, existiendo especies acuáticas, semiacuáticas y terrestres. Además, están presentes en una gran variedad de formaciones vegetales, rango de altitudes y condiciones climáticas muy variadas (Emmons y Feer, 1997; Carvalho et al., 2006). Tanto la competencia intraespecífica como la depredación intragremio (Polis et al., 1989; Donadio y Buskirk, 2006) ejercen un fuerte efecto en la

estructura de la comunidad de carnívoros sudamericanos (Gatti et al., 2006; Jácomo et al., 2004; Vieira y Port, 2007; Faria Corrêa et al., 2008; Di Bitetti et al., 2010; Cruz et al., 2018).

Para Uruguay hay registradas 16 especies de carnívoros nativos terrestres (González y Martínez Lanfranco, 2010; Queirolo, 2016; Schiaffini et al., 2023). El jaguar (*Panthera onca*), el ocelote (*Leopardus pardalis*), y el lobo grande de río (*Pteronura brasiliensis*) son consideradas extintas, mientras que el puma (*Puma concolor*), el aguará guazú (*Chrysocyon brachyurus)* y el yaguarundí (*Herpailurus yagouaroundi*) presentan registros muy esporádicos en el país (González et al., 2021; Schiaffini et al., 2023). Las restantes diez especies pertenecen a cinco familias y presentan un tamaño corporal menor a 15 kg, por lo que son consideradas como mesocarnívoros (Roemer et al., 2009).

Las tres especies de félidos pertenecen al género *Leopardus*, el gato de pajonal (*L. fasciatus*), el gato montés (*L. geoffroyi*) y el margay (*L. wiedii*). El gato montés parece ser el felino más abundante en las zonas templadas del Neotrópico (Lucherini et al., 2006; Pereira y Novaro, 2014). Se distribuye desde el sureste de Bolivia, Paraguay y Argentina, al este de los Andes y el sur de Brasil, Uruguay hasta el estrecho de Magallanes en Chile (Pereira et al., 2015). Particularmente, en Uruguay se encuentra en todo el país, incluso en áreas suburbanas (González y Martínez Lanfranco, 2010; Schiaffini et al., 2023). Debido a su amplio rango de distribución y su alta abundancia en la mayoría de los sitios donde se encuentra, está catalogado por la UICN como de Preocupación Menor (LC) a nivel global (Pereira et al., 2015). Su dieta se compone principalmente de pequeños roedores, liebres (*Lepus europaeus*), aves y anfibios (Manfredi et al., 2004; Pereira et al., 2006). El gato de pajonal habita pastizales altos, pajonales y chircales (Lucherini et al., 2016). Actualmente se reconocen cinco especies monotípicas que serían morfológicamente diagnosticables y que han evolucionado en distintos nichos climáticos (Nascimento et al., 2020). La especie *Leopardus fasciatus* (Nascimento et al., 2020; Martínez-Lanfranco y González, 2022), es un felino endémico de la ecorregión Sabana uruguayense que está presente en el sur de Brasil, noreste de Argentina y Uruguay, altamente amenazado debido a actividades humanas (Tirelli et al., 2021). Por último, el margay es un felino que se distribuye desde el sur de México a través de América Central hasta el sur de Brasil y Paraguay, alcanzando el noreste de Argentina, el norte y este del estado de Río Grande do Sul en Brasil y el este de Uruguay (Oliveira et al., 2015; Queirolo, 2016; Schiaffini et al., 2023). Está catalogado como Casi Amenazado (NT) por la UICN debido a que sus poblaciones están disminuyendo en gran parte de su área de

distribución, como consecuencia, principalmente, de la transformación de áreas naturales por la agricultura (Oliveira et al., 2015) y en Uruguay es considerada una especie prioritaria para la conservación (González et al., 2013).

En el caso de los cánidos, el zorro perro (*Cerdocyon thous*) es el cánido que presenta la distribución más amplia en Sudamérica, siendo Uruguay el límite sur (Langguth, 1975; Berta, 1982). Está catalogado como Preocupación Menor (LC) para la UICN debido a que es una especie relativamente común en todo su rango de distribución, con poblaciones estables (Lucherini, 2015). El zorro gris (*Lycalopex gymnocercus*), por su parte, se distribuye desde el este de Bolivia, sur de Brasil, oeste de Paraguay, Uruguay y centro y norte de Argentina (Langguth, 1975; Lucherini y Luengos, 2008). Ambos son comunes y se distribuyen en todo el territorio uruguayo (González y Martínez Lanfranco, 2010; Schiaffini et al., 2023). Poseen una dieta omnívora, compuesta principalmente de pequeños mamíferos, artrópodos y frutos, mostrando pequeñas variaciones de un sitio a otro (Medel y Jaksic, 1988; Rodríguez y Molina, 2000; Delgado-V, 2002; Macfadem y Marinho-Filho, 2002; Bueno y Motta-Junior, 2004; Rocha et al., 2004; García y Kittlein, 2005; Pedó et al., 2006; Vieira y Port, 2007). El zorro gris es una especie que se asocia principalmente a áreas abiertas como los pastizales (Lucherini et al., 2004; Lucherini y Luengo-Vidal, 2008) mientras que el zorro perro suele hallarse en áreas más húmedas y boscosas (Berta, 1982; Maffei et al., 2007; Vieira y Port, 2007), reflejado en las diferencias morfológicas que presentan estas especies, ya que el zorro perro tiene patas, hocico y orejas relativamente más cortos que el zorro gris, peculiaridades típicas de las especies que viven en bosques o zonas cerradas (Langguth, 1975).

Los mustélidos y prociónidos están representados en Uruguay por dos especies en cada una de las mencionadas familias: el lobito de río (*Lontra longicaudis*), el hurón (*Galictis cuja*), el coatí (*Nasua nasua*) y el mano pelada (*Procyon cancrivorus*). La primera es una especie de 5 a 15 kg, asociada a ambientes acuáticos continentales, que consume principalmente peces, aunque también incorpora crustáceos, insectos, anfibios y moluscos en su dieta (Quadros y Monteiro-Filho, 2001; Rheingantz et al., 2011). Sus rangos de distribución se extienden desde México hasta Uruguay y centro de Argentina. El hurón es un carnívoro pequeño de 2 – 3 kg (Helgen y Schiaffini, 2016), que se distribuye desde el sur de Perú hasta Uruguay y Argentina (Helgen y Schiaffini, 2016). El coatí (4 – 8 kg) es una especie diurna que suele vivir en grupos (Emmons y Helgen, 2016), presenta una coloración marrón claro a rojizo y el largo de la cola es casi del mismo

tamaño que la cabeza y el cuerpo (González y Martínez-Lanfranco, 2010). Se distribuye ampliamente en América del Sur, desde Colombia y Venezuela hasta el norte y noreste de Argentina (Emmons y Helgen, 2016). En cambio, el mano pelada (6 – 10 kg) es una especie nocturna y solitaria (Emmons y Feer, 1997; Arispe et al., 2008), que habita principalmente, áreas de bosque y selvas cercanas a cuerpos de agua. En Uruguay estas especies se distribuyen por todo el país a excepción del coatí que se encuentra únicamente al norte y noreste (González y Martínez Lanfranco, 2010; Schiaffini et al., 2023). Para la UICN el lobito de río está categorizado como Cercano a la Amenaza (NT) y es prioritario para la conservación en Uruguay (González et al., 2013; Rheingantz y Trinca, 2021). Las tres especies restantes están categorizadas como de Preocupación Menor (LC) para la UICN (Emmons y Helgen, 2016; Helgen y Schiaffini, 2016; Reid et al., 2016). Por último, el zorrillo (*Conepatus chinga*) es la especie de mefítido con mayor rango de distribución en el Neotrópico (Kasper et al., 2009) y la única presente en Uruguay (González y Martínez Lanfranco, 2010). Es un carnívoro de pequeño porte (1 – 3 kg), muy común en el país (González y Martínez Lanfranco, 2010). Presenta hábitos solitarios, nocturnos y/o crepusculares (Donadio et al., 2001; Kasper et al., 2012). Habita áreas abiertas, principalmente campos o pastizales (Kasper et al., 2009), aunque puede encontrarse en el bosque (Cáceres, 2004); suele preferir zonas rocosas y arboladas para el descanso y áreas abiertas para alimentarse (Donadio et al., 2001). Posee una dieta generalista, consume principalmente insectos y pequeños vertebrados (Travaini et al., 1998; Donadio et al., 2004). Se encuentra categorizado como de Preocupación Menor (LC) por la UICN (Emmons et al., 2016).

Entre las amenazas en Uruguay, además de la pérdida y fragmentación de hábitat, los pequeños félidos y zorros están sujetos a una gran presión de caza, debido principalmente a la depredación de animales de corral y corderos (González et al., 2016; Zambra et al., 2022). A pesar de que la normativa vigente prohíbe su captura, caza y muerte, las técnicas más utilizadas para cazar a estos animales suelen ser trampas de captura viva, cebos envenenados y trampas de cepo (González et al., 2016). Estos dos últimos métodos se usan principalmente para combatir a los zorros y afectan a los félidos de manera accidental, salvo en el entorno de gallineros donde son trampeados de forma dirigida (González et al., 2016). Los félidos de pequeño porte sufren también de mascotismo, por otra parte, otra problemática que afecta tanto a félidos como a cánidos es el atropellamiento en carreteras (González et al., 2016; Coitiño et al., 2018), aunque se desconoce el impacto real que está ocasionando sobre las poblaciones de estas especies

(Coitiño et al., 2018). Para las restantes familias de carnívoros, no se han realizado evaluaciones directas de amenazas.

Antecedentes en el estudio de los carnívoros en Uruguay

En Uruguay los estudios enfocados en este grupo de mamíferos se han centrado principalmente en las especies de félidos y cánidos. En la década del 70, Langguth (1975) registró por primera vez la presencia del zorro perro y el zorro gris. El zorro perro habitaría en el bosque de galería o ribereño y áreas de praderas contiguas al bosque, mientras que el zorro gris se encontraría en áreas abiertas. Veinte años después, Alonso et al. (1995) y Rodríguez y Molina (2000) sugieren que el zorro perro jugaría un importante rol como agente dispersor de las semillas de palma butiá (*Butia capitata*). Más adelante, Castro-Prieto (2009) y Andrade-Núñez y Aide (2010), evaluaron la riqueza específica y composición de la comunidad de mamíferos de mediano y gran porte en el departamento de Rivera, en el área protegida Valle del Lunarejo y en un área propiedad de la empresa forestal COFUSA, respectivamente. Más recientemente, se han desarrollado investigaciones enfocadas en distintos aspectos de la ecología y la genética de estas especies. Grattarola (2014) evaluó la estructura genética del zorro perro y su fragmentación poblacional en Uruguay, no encontrando indicios de estructuración para esta especie en el país. Cravino (2014) estudió la dieta y el uso de hábitat de los carnívoros en el este del país. Bou et al. (2019) realizaron modelos de distribución potencial para tres especies de félidos y calcularon la superficie mínima indispensable para su supervivencia a largo plazo. Estos últimos autores no identificaron zonas altamente favorables para estas especies. Turcatti (2021) evaluó el patrón de actividad y selección de hábitat de tres especies de carnívoros en el noreste de Uruguay y sur de Brasil. Se han realizado también varios estudios que relacionan a distintas actividades humanas con la presencia de mamíferos silvestres. Cavalli (2019) realizó su tesis de grado en Paso Centurión (Cerro Largo, Uruguay) donde registró una relación negativa entre la riqueza de especies de mamíferos silvestres y la frecuencia de ganado. Además, al estudiar la relación entre la carga ganadera y la riqueza específica, en áreas de establecimientos ganaderos y en regiones cubiertas por bosque ribereño, identificó que los mamíferos que allí habitan se vieron más afectados, reduciéndose el número de especies cuando el ganado estaba presente (Cavalli, 2019). Ante ello, el autor sugiere que el sistema rotacional del ganado puede ser un método que al reducir la ocupación de vacunos en el bosque estaría favoreciendo la presencia de las especies silvestres. Por otro lado, González (2022)

identificó que el ganado podría interactuar directa o indirectamente, tanto en formas negativas como positivas, con varios mamíferos silvestres nativos y exóticos del país, siendo la carga ganadera un factor determinante. Cravino y Brazeiro (2021) evaluaron los efectos de la forestación en pastizales sobre el ensamble de mamíferos medianos y grandes en Uruguay. Cravino (2022) evaluó los impactos, oportunidades y amenazas que las plantaciones forestales imponen a los mamíferos de mediano y gran porte de Uruguay, y cómo el hábitat podría estar modulando los patrones temporales diarios de actividad considerando el horario solar y las fases de la luna. Zambra et al. (2022) encuestaron a cerca de 100 productores ovinos de todo el país y el 85% reportaron ataques por depredadores, tanto el número como la ubicación de los animales y las prácticas ganaderas influyen en la probabilidad de ataques por depredadores. Las principales especies reportadas como responsables de los ataques a los ovinos fueron los caranchos (*Caracara plancus*), zorros, jabalíes (*Sus scrofa*) y perros domésticos. Finalmente, Schiaffini et al. (2023) realizaron una recopilación de registros de carnívoros a escala país para analizar los rangos de distribución actuales de las especies a modo de generar la base de datos más actualizada a la fecha, y estudiar los cambios temporales.

A pesar del rol fundamental que presentan los carnívoros en los ecosistemas y el limitado conocimiento sobre la biología, ecología, genética y/o estado de conservación de muchas de estas especie, así como, las severas y rápidas modificaciones que el ser humano realiza en los ecosistemas, se entiende que, para hacer frente a estos problemas, es imperioso obtener datos robustos sobre la ecología y características de la historia de vida de estas especies, en áreas antropizadas, en este proyecto me propongo describir la diversidad, patrón de actividad y probabilidad de detección y ocupación de la comunidad de carnívoros presentes en un área agroganadera del noreste de Uruguay.

En el noreste de Uruguay, predomina un paisaje agroganadero con parches de bosque nativo. La ausencia de los grandes carnívoros ofrece una oportunidad para examinar el efecto de la matriz productiva sobre la ecología espacial y temporal de los mesocarnívoros

Objetivo general de la tesis

El objetivo central de la tesis fue identificar las especies de carnívoros de mediano porte (mesocarnívoros) presentes en un área agroganadera en el noreste de Uruguay y describir sus patrones espacio-temporales. Además, se caracterizó la incidencia de diversos factores sobre estos patrones, tales como la presencia humana, la presencia de animales de producción y domésticos, la estructura de la vegetación, el paisaje, el uso del suelo, la coexistencia con otros carnívoros, la hora del día y/o la luminosidad lunar.

Área de estudio

Uruguay se localiza en el sureste de América del Sur (30°05′08″-34°58′27″S, 53°10′58″-58°26′01″O) (Figura 1). El clima se clasifica como subtropical húmedo o templado *sensu* (INUMET, 2020), tipo "Cfa" *sensu* Koppen-Geiger (Koppen y Geiger, 2006). La precipitación media acumulada anual oscila entre un mínimo de 1.100 mm en la faja costera y un máximo de 1.600 mm en la región norte (Brussa y Grela, 2007; Castaño et al., 2011; INUMET, 2020) y la temperatura media anual es de 17,5°C, ésta varía de sureste a noroeste, con una mínima de 16,0ºC sobre la costa atlántica y una máxima de 19ºC en el departamento de Artigas, al norte del país (INUMET, 2020).

El norte de Uruguay, región de trabajo de la presente tesis, se sitúa en la subdivisión Campos del Norte de los Pastizales del Río de la Plata (Bilenca y Miñarro, 2004). Esta región presenta un predominio de gramíneas perteneciente a las tribus Andropogoneae y Paniceae. Particularmente, *Paspalum notatum*, *Axonopus compressus* y *Andropogon lateralis* (Soriano et al., 1992; Bilenca y Miñarro, 2004). Un relieve plano, con afloramientos rocosos y depósitos de arena. Bajando de escala, considerando las ecorregiones identificadas dentro de Uruguay (Brazeiro, 2015), el área de estudio se encuentra en la Cuenca Sedimentaria Gondwánica (Panario, 1988; Brazeiro, 2015). Los principales usos del suelo de esta región son la agricultura y la forestación (Baeza et al., 2010; Brazeiro, 2015). Presenta una alta riqueza específica y un número muy alto de especies indicadoras, endémicas y casi endémicas, de anfibios, reptiles, aves, mamíferos, especialmente en leñosas (Brazeiro et al., 2012).

El área de estudio abarcó aproximadamente unos 470 km^2, al noreste de Uruguay (Figura 1), en los departamentos de Rivera y Tacuarembó, a unos 100 km al sureste de la ciudad de Rivera por la ruta 27 y a unos 90 km al sureste de la ciudad de Tacuarembó por la ruta 26 (Figura 1. B, C), influenciada por los arroyos Amarillo, Yaguarí y Cuaró (-31,7181°S, -55,0830°O). Las localidades más próximas son Amarillo, Las Flores y Cuaró.

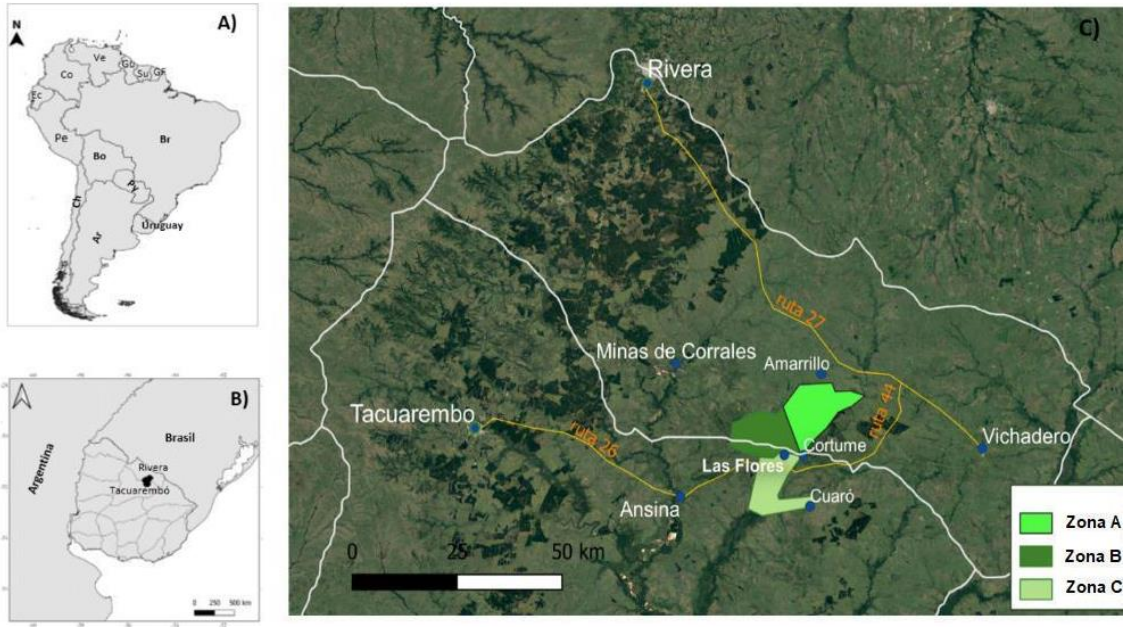

Figura 1. Localización geográfica del área de estudio. A) Ubicación de Uruguay en América del Sur, junto a sus países limítrofes: Br: Brasil y Ar: Argentina. B) Ubicación de los departamentos de Rivera y Tacuarembó, donde se localiza el área de estudio (remarcada en color negro). C) Ubicación de las tres zonas en las que se dividió el área de estudio, señaladas en tres tonalidades de verde, junto con las rutas, ciudades y localidades más cercanas.

En el área de estudio se pueden distinguir tres tipos de formaciones vegetales (Figura 2):

(1) Praderas naturales (Figura 2A): refieren a un ambiente heterogéneo dominado por pastos, principalmente gramíneas de baja altura. Asociados a arbustos, como la carqueja (*Baccharis trimera*), la chirca (*Eupatorium buniifolium*), la espina de la cruz (*Colletia paradoxa*) y árboles aislados (Gudynas, 1994);

(2) Bosque ribereño (Figura 2B): se desarrolla en los márgenes de los cursos de agua (Brussa y Grela, 2007; Carrere, 2010). Las especies arbóreas y arbustivas que conforman este tipo de bosque se distribuyen teniendo en cuenta necesidades hídricas, edáficas y lumínicas (Brussa y Grela, 2007; Carrere, 2010). El primer estrato, el más próximo al cuerpo de agua, alberga especies hidrófilas y finalmente el estrato más externo, más cercano a las praderas adyacentes, presenta especies xerófilas como espinillo (*Vachellia caven*), coronilla (*Scutia buxifolia*), tala (*Celtis tala*), aruera (*Lithraea molleoides*) y molle (*Schinus molle*). Dentro del bosque se pueden observar helechos y algunas especies de pastos, gramíneas y ciperáceas (Gudynas, 1994);

(3) Bosque serrano continuo y parchosos (Figura 2C y 2D): bosque típico de las laderas de las serranías y zonas rocosas, con dosel cerrado. Se caracteriza por la presencia de especies xerófilas y pequeñas agrupaciones de árboles y arbustos, separados por vegetación herbácea y/o sub-arbustiva (Gudynas, 1994; Brussa y Grela, 2007; Carrere, 2010).

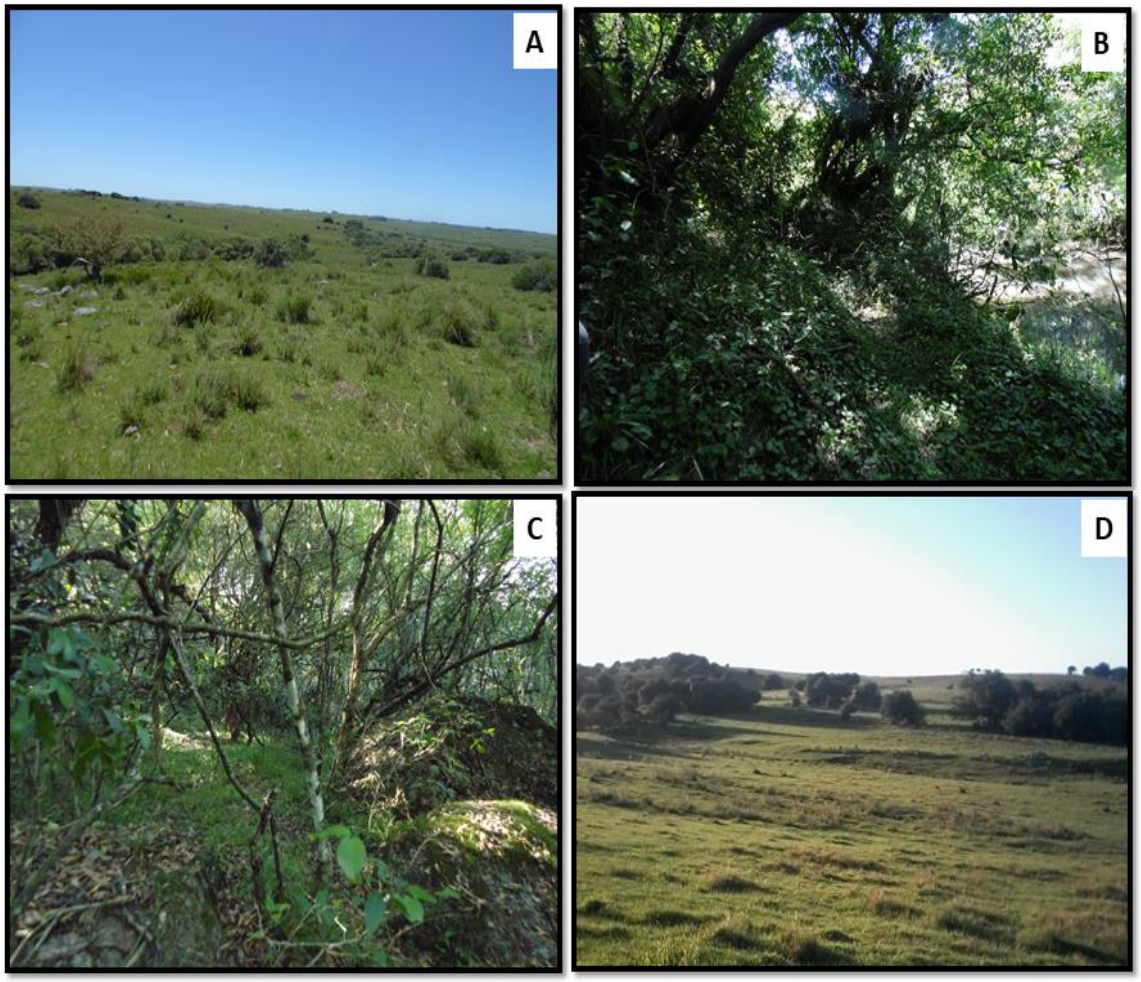

Figura 2. Formaciones vegetales que se pueden distinguir en el área de estudio. A) Pradera en la serranía. B) Bosque Ribereño. C) Bosque serranos continúo. D) Bosque serrano parchoso.

Generalidades metodológicas.

El área de estudio fue identificada como un área agroganadera. Considerando la cantidad de cámaras disponibles, el área de estudio se dividió en tres zonas (A, B y C) para llevar a cabo los muestreos (Figura 1, C). La zona A abarcó unos 177 km^2 y quedó situada en la zona noreste del área de estudio, cercana a las localidades de Amarillo y Cortume y a la ruta 27. La zona B, que abarcó unos 150 km^2, se ubicó en la región oeste del área de estudio, cercana a la localidad de Las Flores. Estas dos zonas se caracterizan por la presencia de establecimientos dedicados a la ganadería extensiva, tanto vacuna como ovina, por lo que son identificadas como zonas ganaderas. Presentan, además, áreas con forestación de *Eucalyptus* spp., *Pinus* spp. y pequeñas zonas pobladas (Figura 3). La zona C abarcó 143 km^2 y quedó situada al sur del área de estudio, cercana a la localidad de Cuaró, en el departamento de Tacuarembó, se dedica principalmente a la explotación agrícola, especialmente soja (*Glycine max*) y arroz (*Oryza sativa*) (Figura 4). Esta última zona, fue considerada como zona agrícola.

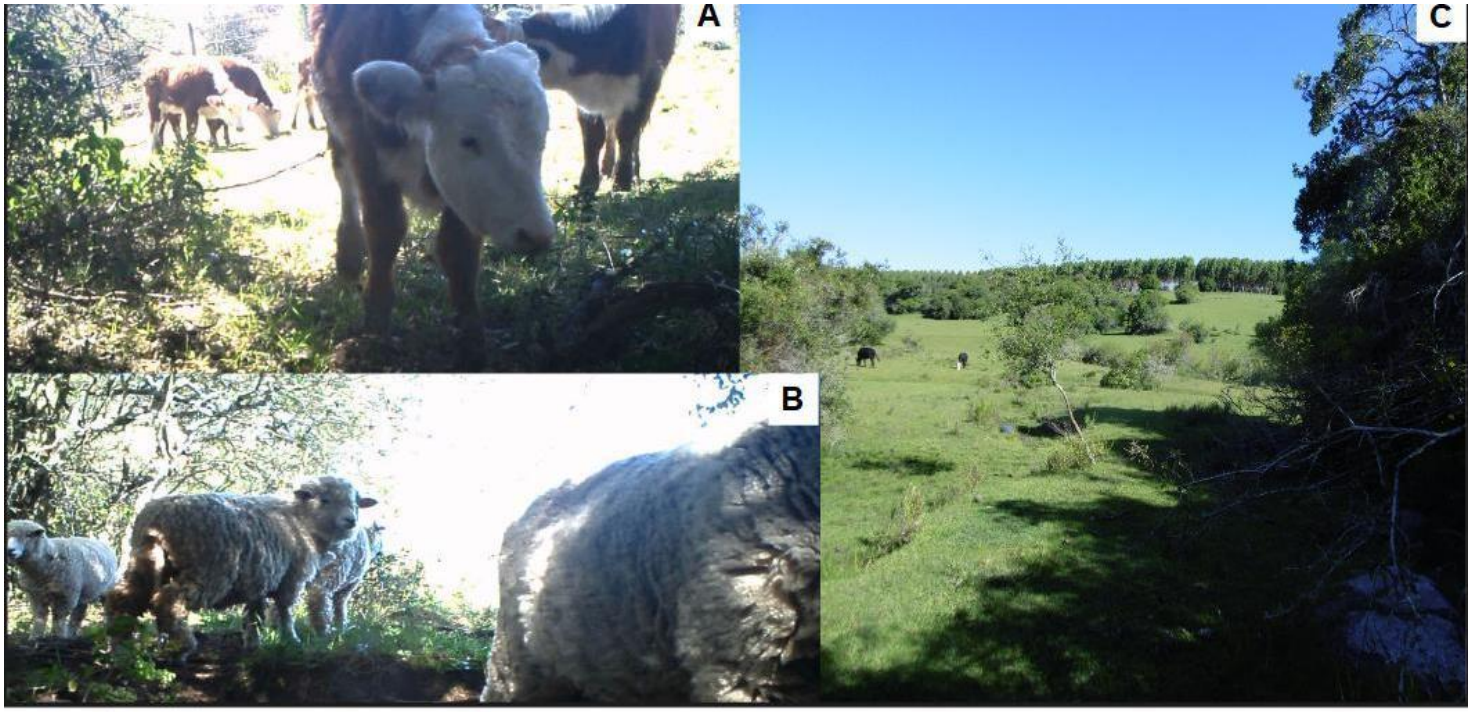

Figura 3. Actividad antrópica que caracteriza las zonas A y B. A) Ganadería extensiva vacunos. B) Ganadería extensiva ovina. C) Área donde coexisten ganado y forestación de *Pinus* spp.

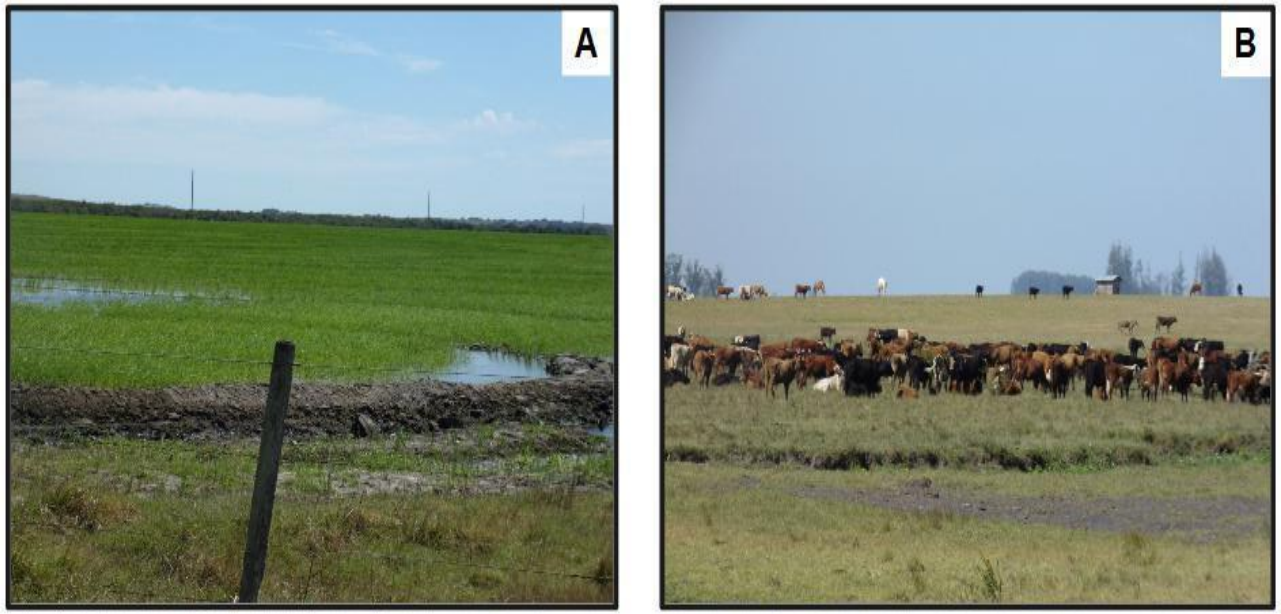

Figura 4. Actividad antrópica que caracteriza la zona C. A) Zona agrícola: explotación agrícola con arroz (*Oryza sativa*). B) Ganadería extensiva de bovinos.

Muestreo piloto

Para el monitoreo de las especies de carnívoros, las cámaras trampa fueron la herramienta empleada. En el bimestre septiembre - octubre del 2015 se realizaron tres campañas de cinco a siete días de duración cada una, cuyo objetivo fue efectuar un primer reconocimiento del área de estudio y poner a punto los protocolos de programación e instalación de las cámaras trampa. Se hizo hincapié en reconocer los distintos ambientes presentes en el área de estudio y establecer vínculos con propietarios/as y vecinos/as de los establecimientos de la zona con potencial para instalar las estaciones de muestreo. En la primera salida, del 4 al 11 de septiembre de 2015, se realizó un reconocimiento del área de estudio y se instalaron las primeras seis estaciones de muestreo (con una cámara trampa por estación) en la zona A. Estas estaciones estuvieron separadas entre sí por una distancia de 2 km, y las cámaras fueron ajustadas con distintos valores en parámetros como la sensibilidad o el intervalo de tiempo inactivo luego de cada vídeo, a modo de prueba. En la segunda salida, del 20 al 26 de septiembre de 2015, estos parámetros fueron ajustados en función de los resultados obtenidos (para optimizar la configuración) y se sumaron tres nuevas estaciones de muestreo. Por último, del 21 al 26 de octubre de 2015, en la tercera salida piloto, se revisó el funcionamiento de las cámaras y se seleccionaron los sitios definitivos para la instalación de las estaciones de muestreo en la etapa siguiente. Los registros obtenidos en esta etapa no fueron utilizados para los posteriores análisis, siendo que se consideró únicamente como una etapa de ajuste metodológico.

Diseño de muestreo

El trabajo de campo se realizó durante los meses de octubre de 2015 a diciembre de 2017. En cada una de las zonas (A, B, C), se diseñó una cuadrícula con cuadrados de 2 km de lado y buffers de 1 km de radio para la extracción de variables ambientales. Esta escala se considera adecuada para representar el entorno inmediato de los mesocarnívoros, cuyos rangos de hogar suelen oscilar entre 1 y 10 km² (Maffei et al., 2007; Vieira y Port, 2007; Di Bitetti et al., 2010). La elección de esta resolución permite captar variaciones relevantes en el uso de hábitat, manteniendo un equilibrio entre la escala ecológica de las especies y la factibilidad operativa del muestreo. Los cuadrados donde efectivamente se instalaron las estaciones de muestreo (Figura 5) fueron seleccionados teniendo en cuenta su accesibilidad y el tipo de ambiente. Aquellos cuadrados cuyo centroide se encontraban

a una distancia mayor a 1,5 km de un camino de acceso, y aquellos que cayeron en zonas con plantaciones forestales de *Eucalyptus* spp. y *Pinus* spp., fueron descartados. Para esto se utilizaron los programas Google Earth (versión 7.3.2; https://www.google.com/intl/es/earth/) y QGIS (versión 3.4.2-Madeira; http://www.qgis.org/). Los puntos centrales o centroides de cada cuadrado representaron el punto teórico de ubicación de las unidades de muestreo. Una vez en campo, la estación de muestreo fue instalada dentro de un radio no mayor a 300 metros de ese punto central teórico, ya que muchas veces el punto teórico exacto no contaba con las condiciones necesarias para la instalación de las cámaras (por ejemplo: soportes no disponibles), priorizando el ecotono pradera-bosque o dentro de los bosques. Previo a la instalación, se solicitó el permiso correspondiente a los/as dueños/as de los campos. Cada zona fue muestreada dos veces, totalizando seis eventos de muestreo en el área de estudio.

En cada estación de muestreo se instaló una cámara trampa modelo Scoutguard Zeroglow-10M (https://www.scoutguard.com.au/), ubicada a unos 50 cm por encima del suelo (Noss et al., 2013) y programada para grabar videos de 20 segundos, con un intervalo de al menos dos minutos entre vídeos sucesivos. Las estaciones permanecieron activas durante las 24 horas del día por un mínimo de 80 días consecutivos (Di Bitetti et al., 2006; Paviolo et al., 2008). Pasados los primeros 40 días desde la instalación, se controló su correcto funcionamiento y se cambiaron las pilas y tarjetas de memoria. Transcurrido el período de muestreo de una zona, las cámaras fueron trasladadas a la siguiente estación.

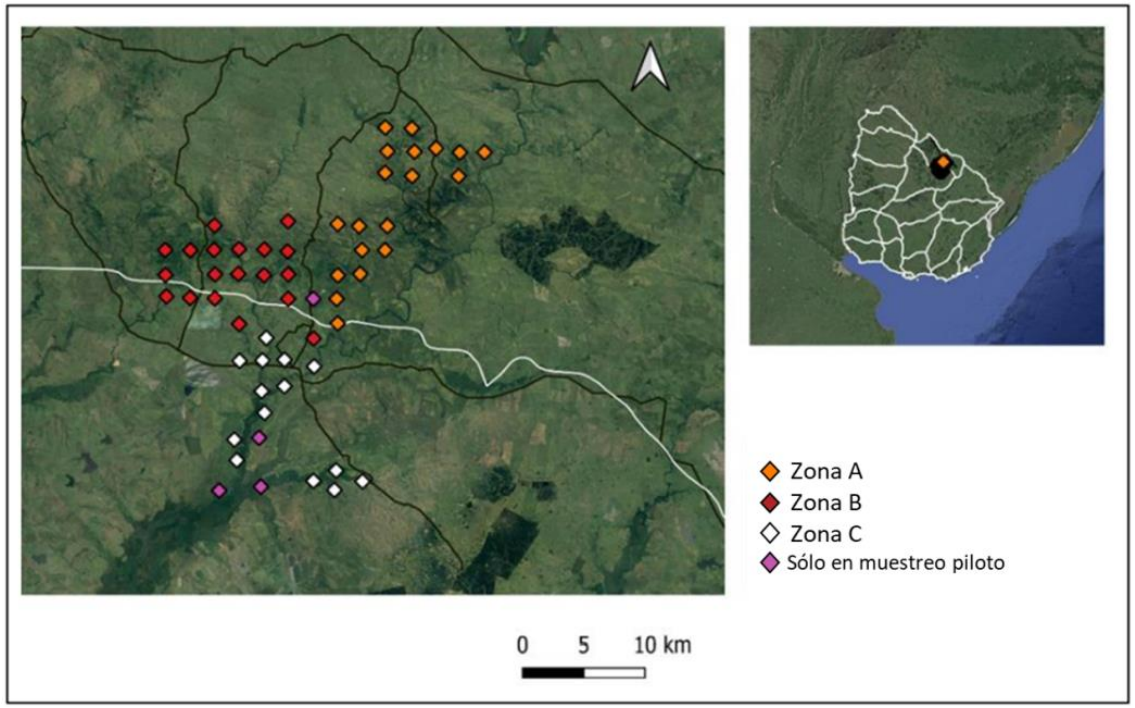

Figura 5. Estaciones de muestreo colocadas en el área de estudio considerando las tres zonas identificadas. Las estaciones que permanecieron activas sólo en uno de los muestreos (rombos violetas) corresponden a las zonas B (una estación) y C (tres estaciones).

Bibliografía

Alonso, E., Rodríguez, R. & M. Clara, 1995. Dispersión de la planta butiá (*Butia capitata*) por el zorro de monte (*Cerdocyon thous*) en montés nativos de la Reserva de la Biosfera, Bañados del Este, Uruguay. Comunicaciones Botánicas del Museo de Historia Natural de Montevideo, 104: 1-4.

Andrade-Núñez, M.J. & T.M. Aide, 2010. Effects of habitat and landscape characteristics on medium and large mammal species richness and composition in northern Uruguay. Zoología, 27(6): 909-917.

Arispe, R., Venegas, C. & D. Rumiz, 2008. Abundancia y patrones de actividad del mapache (*Procyon cancrivorus*) en un bosque chiquitano de Bolivia. Mastozoología Neotropical, 15(2): 323-333.

Avrin, A.C., Pekins, C.E., Wilmers. C.C., Sperry. J.H. & M. L. Allen. 2023. Can a mesocarnivore fill the functional role of an apex predator? Ecosphere. 14: e4383.

Baeza, S., Lezama, F., Piñeiro, G., Altesor, A. & J. M. Paeuelo, 2010. Spatial variability of aboveground net primary production in Uruguayan Grasslands: A remote sensing approach. Applied Vegetation Science, 13:72-85.

Baeza, S., Vélez-Martin, E., De Abelleyra, D., Banchero, S., Gallego, F., Schirmbeck, J., Veron, S., Vallejos, M., Weber, E., Oyarzabal, M., Barbieri, A., Petek, M., Guerra Lara, M., Sarrailhé, S.S., Baldi, G., Bagnato, C., Bruzzone, L., Ramos, S. & H. Hasenack, 2022. Two decades of land cover mapping in the Río de la Plata grassland region: The MapBiomas Pampa initiative, Remote Sensing Applications: Society and Environment, 28:100834.

Barbar, F., Ignazi, G., Hiraldo, F. & S. A. Lambertucci, 2018. Exotic lagomorph may influence eagle abundances and breeding spatial aggregations: a field study and meta-analysis on the nearest neighbor distance. PeerJ, 4244: e4746. Barnosky, A.D., Hadly E, Bascompte J, Berlow E. L, Brown JH, & M. Fortelius, 2012. Approaching a state shift in Earth's biosphere. Nature. 486(7401): 52–58.

Barrios-Pintos, A., 2011. 400 años de historia de la ganadería en Uruguay. 2da edición. Ediciones Cruz del Sur, Montevideo, Uruguay.

Barry, J. M., Elbroch, L. M., Aiello-Lammens, M. E., Sarno, R. J., Seelye, L., Kusler, A., Quigley, H. B. & M. M. Grigione. 2019. Pumas as ecosystem engineers: ungulate carcasses support beetle assemblages in the Greater Yellowstone ecosystem. Oecologia, 189: 577–86.

Berta, A., 1982. *Cerdocyon thous*. Mammalian Species. 186: 1-4.

Bilenca, D. & F. Miñarro, 2004. Identificación de Areas Valiosas de Pastizal (AVPs) en las Pampas y Campos de Argentina, Uruguay y sur de Brasil. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires.

Bou, N., Cuyckens, G.A.E., González, E.M. & M. Meneghel, 2019. Conservation planning in Uruguay based on small felids (*Leopardus* spp.) as umbrella

species. Studies on Neotropical Fauna and Environment, 54(3): 169-180.

Bowyer, T. R., Boyce, M. S., Goheen, J. R., & J. L. Rachlow, 2019. Conservation of the world's mammals: status, protected areas, community efforts, and hunting. Journal of Mammalogy, 100(3): 923-941.

Brazeiro, A. 2014. Los bosques de Uruguay y sus servicios ecosistémicos. En: Memoria de los Foros Técnicos sobre servicios ecosistémicos en Uruguay. (Ed. Caballero N.). IICA. Montevideo: IICA. pp. 19-23.

Brazeiro, A. 2015. Eco-Regiones de Uruguay: Biodiversidad, Presiones y Conservación. Aportes a la Estrategia Nacional de Biodiversidad. Facultad de Ciencias, CIEDUR, VS-Uruguay, SZU. Montevideo. 122 pp.

Brazeiro, A., Panario, D., Soutullo, A., Gutiérrez, O., Segura, A. & P. Mai, 2012. Clasificación y delimitación de las eco-regiones de Uruguay. Informe Técnico. Convenio MGAP/PPR – Facultad de Ciencias/Vida Silvestre/ Sociedad Zoológica del Uruguay/CIEDUR. 40pp.

Brussa, C.A & I. A. Grela, 2007. Flora Arbórea del Uruguay. Con énfasis en las especies de Rivera y Tacuarembó. COFUSA. 544 pp.

Bueno, A. & J. C. Motta- Junior, 2004. Food habits of two syntopic canids, the maned wolf (*Chrysocyon brachyurus*) and the crab eating fox (*Cerdocyon thous*), in southeastern Brazil. Revista Chilena de Historia Natural, 77: 5-14.

Cáceres, N. C. 2004. Occurrence of *Conepatus chinga* (Molina) (Mammalia, Carnivora, Mustelidae) and other terrestrial mammals in the Serra do Mar, Paraná, Brazil. Revista Brasileira de Zoologia, 21(3): 577-579.

Cardillo, M., Purvis, A., Sechrest, W., Gittleman, J.L., Bielby, J., & G. M. Mace, 2004. Human Population Density and Extinction Risk in the World's Carnivores. PLoS Biology, 2(7):0909-0914.

Carrere, R. 2010. Monte indígena: mucho más que un conjunto de árboles. Reedición Montevideo: Nordan, Guayubira, Ciedur, EGP. 100 pp.

Carroll, C., Noss, R.E. & P.C. Paquet. 2001. Carnivores as focal species for conservation planning in the rocky mountain region. Ecological Applications, 11:961–980.

Carter, N.H. & J. D.C. Linnell, 2016. Co-Adaptation Is Key to Coexisting with Large Carnivores. Trends in Ecology & Evolution, 31(8): 575 -578.

Carvalho, C., Nakano-Oliveira, E., Fusco-Costa, R., Rocha-Mendes, F. & J. Cuadros, 2006. Orden Carnivora. En: Mamíferos do Brasil. (Eds. Reis Nelio, R., A. L. Peracchi, W. A. Pedro & I. P. Lima), pp 231-275. Londrina, Paraná.

Castaño, J. P., Giménez, A., Ceroni, M., Furest, J., Aunchayna, R. & M. Bidegain, 2011. Caracterización agroclimática del Uruguay 1980-2009. Montevideo, INIA. 34 pp. (Serie Técnica no. 193).

Castro-Prieto, J. 2009. A multi-scale analysis of habitat uses for medium and large mammals in a subtropical riparian forest network in Uruguay. Thesis Master of Science in Biology. Department of Biology, Faculty of Natural Sciences,

University of Puerto Rico.

Cavalli, E. 2019. Efectos de la ganadería sobre la comunidad de mamíferos de Paso Centurión, Cerro Largo. Tesis de grado, Universidad de la República (Uruguay). Facultad de Ciencias.

Ceballos, G., Ehrlich, P.R., Sobero, J., Salazar, I. & J.P. Fay, 2005. Global Mammal Conservation: What Must We Manage? Science, 309: 603-607.

Chinchilla, S., Berghe, E.V., Polisar, D., Arévalo, J. & C. Bonacic, 2022. Livestock–Carnivore Coexistence: Moving beyond Preventive Killing. Animals, 12: 479.

Coitiño, H., Montenegro, F. & J.C. Guerrero, 2018. Uruguay y el impacto de las carreteras sobre las poblaciones de medianos y grandes mamíferos de Uruguay, contexto y perspectivas a futuro. En: Infraestrutura Viária & Biodiversidade: Métodos e Diagnósticos. (Ed. A. Bager), pp.243-250. Lavras. Ed UFLA.

Cravino, A., 2014. El ensamble de carnívoros (Orden Carnívora) del área protegida Parque Nacional San Miguel (Rocha, Uruguay): uso de hábitat, dieta y valor indicador. Tesina para optar por el grado de Licenciado en Ciencias Biológicas Profundización en Ecología. www.bib.fcien.edu.uy.

Cravino, A. 2022. Mamíferos en paisajes forestados de Uruguay: diversidad, uso de hábitat y patrones de actividad. Tesis de Doctorado. PEDECIBA-Facultad de Ciencias, Universidad de la República. Montevideo, Uruguay.

Cravino, A., Perelló, A. & A. Brazeiro, 2024. Livestock–wildlife interactions: key aspects for reconnecting animal production and wildlife conservation. Animal Frontiers. 14(1): 13-19.

Cravino, A & Brazeiro, A., 2021. Grassland afforestation in South America: Local scale impacts of *Eucalyptus* plantations on Uruguayan mammals. Forest Ecology and Management, 484: 118937.

Crooks, K.R., 2002. Relative Sensitivities of Mammalian Carnivores to Habitat Fragmentation. Conservation Biology, 16(2): 488-502.

Cruz P., Iezzi, M,E,, De Angelo, C., Varela, D., Di Bitetti, M.S. & A. Paviolo, 2018. Effects of human impacts on habitat use, activity patterns and ecological relationships among medium and small felids of the Atlantic Forest. PLoS ONE, 13: 1-21.

Delgado-V, C. A. 2002. Food habitat of the crab-eating fox *Cerdocyon thous* in the highlands of Eastern Antioquia, Cordillera Central, Colombia. Mammalia, 66(4): 599-602.

Di Bitetti, M. S., Paviolo, A. & C. De Angelo, 2006. Density, habitat use and activity patterns of ocelots (*Leopardus pardalis*) in the Atlantic Forest of Misiones, Argentina. Journal of Zoology, 270:153-163.

Di Bitetti, M. S., De Angelo, C.D., Di Blanco, Y. & A. Paviolo, 2010. Niche partitioning and species coexistence in a Neotropical felid assemblage. Acta Oecologica, 36: 403-41.

Di Minin, E., Slotow, R., Hunter, L.B., Montésino Pouzols, F., Toivonen, T., Verburg, P.H., Leader-Williams, N., Petracca, L. & A. Moilanen, 2016. Global priorities for national carnivore conservation under land use change, Scientific Reports, 6: 23814.

Dickman, A.J. 2010. Complexities of conflict: The importance of considering social factors for effectively resolving human-wildlife conflict. Animal Conservation, 13(5): 458-466.

DIEA-MGAP, 2022. Anuario Estadístico Agropecuario 2022. Montevideo, Uruguay

Dirzo, R., Young, H., Galetti, M., Ceballos, G., Issac, N.& B. Collen, 2014. Defaunation in the Anthropocene. Science, 345(6195): 401-406.

Donadio, E., Di Martino, S., Aubone, M. & A. J. Novaro, 2001. Activity patterns, home range, and habitat selection of the common hog-nosed skunk, *Conepatus chinga* (Mammalia, Mustelidae), in Northwestern Patagonia. Mammalia, 65: 49-54.

Donadio, E., Di Martino, S., Aubone, M. & A. J. Novaro, 2004. Feeding ecology of the Andean hog-nosed skunk (*Conepatus chinga*) in areas under different land use in north-western Patagonia. Journal of Arid Environments, 56: 709-718.

Donadio, E. & S.W. Buskirk, 2006. Diet, Morphology, and Interspecific Killing in Carnivora. The American Naturalist, 167(4): 524-536.

Dyck, M. A., Wyza, E. & V. D. Popescu. 2021. When Carnivores Collide: A Review of Studies Exploring the Competitive Interactions between Bobcats *Lynx rufus* and Coyotes *Canis latrans*. *Mammal Review,* **52**: 52–66.

Eisenberg, J.F. & K.H. Redford, 1999. Mammals of the Neotropics - The Central Neotropics: Ecuador, Peru, Bolivia, Brazil. University Chicago Press, Chicago. 609 pp.

Emmons, L. H. & F. Feer, 1997. Neotropical rainforest mammals: a field guide. University of Chicago, Chicago. 308 pp.

Emmons, L. & K. Helgen, 2016. *Nasua nasua* (Linnaeus, 1766). The IUCN Red List of Threatened Species 2016.

Emmons, L., Schiaffini, M. & J. Schipper, 2016. *Conepatus chinga*. The IUCN Red List of Threatened Species. e.T41630A45210528.

Estes, J. A., Terborgh, J., Brashares, J. S., Power, M. E., Berger, J., Bond,W.J., Carpenter, S.R et al. 2011. Trophic Downgrading of Planet Earth. *Science*, 333: 301–6.

Faria-Corrêa, M., Balbueno, R. A., Vieira, E. M. & T. R.O. de Freitas, 2008. Activity, habitat use, density, and reproductive biology of the crab-eating fox (*Cerdocyon thous*) and comparison with the pampas fox (*Lycalopex gymnocercus*) in a Restinga area in the southern Brazilian Atlantic Forest. Mammalian Biology, 74: 220-229.

García, V. & M. J. Kittlein, 2005. Diet, habitat use, and relative abundance of pampas fox (*Pseudalopex gymnocercus*) in northern Patagonia, Argentina.

Mammalian Biology, 70(4): 218-226.

Gatti, A., Bianchi, R., Rosa, C. R. & S. L. Mendes, 2006. Diet of two sympatric carnivores, *Cerdocyon thous* and *Procyon cancrivorus*, in a restinga area of Espírito Santo State, Brazil. Journal of Tropical Ecology, 22: 227-230.

Gittleman, J.L., Funk, S.M., MacDonald, D.W. Robert & K. Wayne, 2001. Carnivore conservation. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.

Gompper, M. E. & D. M. Decker, 1998.Nasua nasua. Mammalian species, 580: 1-9.

González, J. 2022. Efectos del ganado sobre el ensamble de mamíferos de mediano y gran porte en bosques del Uruguay: diversidad, uso de hábitat y actividad. Tesina de grado, Universidad de la República, Uruguay.

González, E.M., 2021. Situación del puma en Uruguay, o cuando lo más seguro es que no se sabe. Documentos de Divulgación: Museo Nacional de Historia Natural, 12: 1-9.

González, E. M. & J. A. Martínez Lanfranco, 2010. Mamíferos de Uruguay. Guía de campo e introducción a su estudio y conservación. Banda Oriental, Vida Silvestre & MNHN. Montevideo, 463 pp.

González E. M, Martínez-Lanfranco, J.A., Juri, E., Rodales, A.L., Botto, G. & A Soutullo, 2013. Mamíferos. Pp. 175-207, En: Especies prioritarias para la conservación en Uruguay. Vertebrados, moluscos continentales y plantas vasculares. (Eds. Soutullo A, C Clavijo & J.A. Martínez-Lanfranco), pp 177-197.snap/dinama/mvotma y dicyt/mec, Montevideo.

González, E. M., Bou, N., Cravino, A. & R. Pereira-Garbero, 2016. Qué sabemos y qué nos dicen los conflictos entre felinos y humanos en Uruguay. En: II. Conflictos entre felinos y humanos en América Latina. Serie Editorial Fauna Silvestre Neotropical. (Eds. Castaño-Uribe, C., C. A. Lasso, R. Hoogesteijn, A. Diaz-Pulido & E. Payán), pp 237-249. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH), Bogotá, Colombia.

González, E. M., Martínez-Lanfranco, J. A., Cravino, A., Bou, N., Montenegro, F., Coitiño, H. & C. Cancelo, 2021. El yaguarundí, *Herpailurus yagouaroundi* (Carnivora: Felidae) en Uruguay: Situación histórica y actual. Mastozoología Neotropical, 28(1): e0536.

Grattarola, F., 2014. Aportes de la ecología molecular al estudio de mamíferos en Uruguay. Tesis de Maestría, Pedeciba, Montevideo, Uruguay.

Gudynas, E. 1994. Nuestra verdadera riqueza. Nordan, 140 pp.

Helgen, K. & M. Schiaffini, 2016. *Galictis cuja*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T41639A45211832.

Indrusiak, C. & E. Eizirik, 2003.Carnívoros. En: Livro vermelho da fauna ameaçada de extinção no Rio Grande do Sul (Eds. Fontana, C.S.; G.A. Bencke & R.E. Reis), pp. 507–533. Editora da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brazil.

Inskip, C. & A. Zimmermann, 2009. Human-felid conflict: A review of patterns and

priorities worldwide. Oryx, 43(1):18–34. https://www.inumet.gub.uy/

INUMET, 2020. Instituto Uruguayo de Meteorologia. Climatic charaterustics.

IUCN, 2024. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2024-1. https://www.iucnredlist.org. Accessed on [day month year].

Jácomo, A. T., Silveira, L. & J. A. F. Diniz-Filho, 2004. Niche separation between the maned wolf (*Chrysocyon brachyurus*), the crab-eating fox (*Dusicyon thous*) and the hoary fox (*Dusicyon vetulus*) in central Brazil. Journal of Zoology (London), 262: 99-10.

Jaurena, M., Lezama, F., Salvo, L., Cardozo, G., Ayala, W., Terra, J. & C. Nabinger, 2016. The dilemma of improving native grasslands by overseeding legumes: production intensification of diversity conservation. Rangeland Ecology and Management, 69(1): 35-42.

Jenks, K. E., Chanteap, P., Damrongchainarong, K., Cutter, P., Cutter, P., Redford, T., Lynam, A.J., Howard, J. & P. Leimgruber, 2011. Using relative abundance indices from camera - trapping to test wildlife conservation hypotheses – an example from Khao Yai National Park, Thailand. Tropical Conservation Science, 4(2): 113-131.

Karanth, K. U. & R. Chellam, 2009.Carnivore conservation at the crossroads. Oryx, 43(1): 1–2. Karanth, K. U. & J. D. Nichols, 2002. Estimation of tiger densities in India using photographic captures and recaptures. Ecology, 79(8): 2852-2862.

Kasper, C.B., Rodrigues, M.L.F., Cavalcanti, G.N., Freitas, T.R.O., Rodrigues, F.H.G., Oliveira, T.G. & E. Eizirik, 2009. Recent advances in the knowledge of Molina's Hog-nosed Skunk *Conepatus chinga* and Striped Hog-nosed Skunk *C. semistriatus* in South America. Small Carnivore Conservation, 41: 25-28.

Kasper, C.B., Bastazini, V.A.G., Soares, J.B.G. & T.R.O. Freitas, 2012. Abundance of *Conepatus chinga* (Carnivora, Mephitidae) and other medium-sized mammals in grasslands of southern Brazil. Iheringia, 102(3): 303-310.

Kleiven, J., Bjerke, T., & B. Kaltenborn, 2004. Factors influencing the social acceptability of large carnivore behaviours. Biodiversity and Conservation, 13: 1647–1658.

Koppen, W. & R. Geiger, 2006. Das geographische System der Klimate. En: Handbuch der Klimatologie, (Eds. Koppen, W. & R. Geiger), Berlin.

Langguth, A., 1975. Ecology and Evolution in the South American Canids. En: The Wild Canids: Their Systematics, Behavioral Ecology and Evolution. (Ed. Fox, M.W) pp. 192-206. Van Nostrand Reinhold Co., New York.

Linnell, J.D. & O. Strand, 2000. Interference interactions, co-existence and conservation of mammalian carnivores. Diversity and Distributions, 6: 169-176.

Linnell, J. D. C., Swenson, J.E. & R. Andersen, 2001. Predators and people: conservation of large carnivores is possible at high human densities if

management policy is favourable. Animal Conservation, 4: 345-349.

Lucherini, M., Manfredi, C., Luengos, E., Mazim, F. D., Soler, L. & E. Casanave, 2006. Body mass variation in the Geoffroy's cat (*Oncifelis geoffroyi*). Revista Chilena de Historia Natural, 79: 169-174.

Lucherini, M. 2015. *Cerdocyon thous*. The IUCN Red List of Threatened Species 2015: e.T4248A81266293. Lucherini, M. 2016. *Lycalopex gymnocercus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T6928A85371194.

Lucherini, M. & E. M. Luengos, 2008. *Lycalopex gymnocercus*. Mammalian Species, 820: 1-9.

Lucherini, M., Pessino, M. & A. A. Farias. 2004. Pampas fox. En: Canids: foxes, wolves, jackals, and dogs. Status survey and conservation action plan (Eds. C. Sillero-Zubiri, M. Hoffman, and D. W. Macdonald). International Union for Conservation of Nature and Natural Resources/Species Survival Commission Canid Specialist Group, Gland, Switzerland. Pp. 63-68.

Lucherini, M., Eizirik, E., de Oliveira, T., Pereira, J. & R.S.R. Williams, 2016. *Leopardus colocolo*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T15309A97204446.

Lyra-Jorge, M. C., Ciocheti, G. & V. R. Pivello, 2008. Carnivore mammals in a fragmented landscape in northeast of São Paulo State, Brazil. Biodiversity and Conservation, 17: 1573-1580.

Macfadem, M. K. & J. Marinho-Filho. 2002. Diet, habitat use and home ranges of sympatric Canids in Central, Brazil. Journal of Mammalogy, 83(4): 925-933.

Maffei, L., Paredes, R., Segundo, A. & A. Noss. 2007. Home range and activity of two sympatric fox species in the Bolivian Dry Chaco. Canid News 10.4.

Manfredi, C., Lucherini, M., Canepuccia, A. & E. Casanave, 2004. Geographical variations in the diet composition of the Geoffroy's cat (*Oncifelis geoffroyi*) in the pampas. Journal of Mammalogy, 85: 1111-1115.

Martinelli, M.M. & T.A. Volpi, 2010. Diet of racoon *Procyon cancrivorus* (Carnivora, Procyonidae) in a mangrove and restinga area in Espirito Santo state, Brazil. Natureza on line, 8 (3): 150-151.

Martínez-Lanfranco, J.A. & E.M. González, 2022. The oldest available name for the pampas cat of the Uruguayan Savannah ecoregion is *Leopardus fasciatus* (Larrañaga 1923). Therya, 13(3): 259-264

Medel, R. G. & F. Jaksic, 1988. Ecología de los cánidos sudamericanos: una revisión. Revista Chilena de Historia Natural, 61: 67-79.

Modernel, P., Rossing, W.A.H., Corbeels, M., Dogliotti, S., Picasso, V. & T. Tittonell, 2016. Land use change and ecosystem service provision in Pampas and Campos grasslands of southern South America. Environmental Research Letters, 11(11): 113002.

Nagy-Reis, M., Oshima, J.E. de Faria, Zukeran Kanda, C. 2020. Neotropical carnivores: a data set on carnivore distribution in the Neotropics. Ecology,

101(11): e03128.

Nascimento, F., Cheng, J. & A. Feijó, 2020. Taxonomic revision of the pampas cat *Leopardus colocola* complex (Carnivora: Felidae): an integrative approach. Zoological Journal of the Linnean Society, 191(2): 1-37.

Niamir-Fuller, M., Kerven, C., Reid, R. & E. Milner-Gulland, 2012. Co-existence of wildlife and pastoralism on extensive rangelands: competition or compatibility? Pastoralism: Research, Policy and Practice. 2:8.

Noss, A., Polisar, Y., Maffei, L., Garcia, R. & S. Silver, 2013. Evaluando la densidad de jaguares con trampas cámara. Parque Nacional Laguna del Tigre, Reserva de la Biósfera Maya, Guatemala.

Novaro, A. J., Funes, M. C. & S. R. Walker, 2000. Ecological extinction of native prey of a carnivore assemblage in Argentine Patagonia. Biological Conservation, 92(1): 25-33.

Novaro, A.J., Funes, M.C. & J. Jiménez. 2004. Selection for introduced prey and conservation of culpeo and chilla zorros in Patagonia. En: The biology and conservation of wild canids. (Eds. MacDonald, D. W. & Sillero, C.), pp. 243-254. Oxford University Press, Oxford, UK.

Novaro, A. J., Funes, M. C. & R. S. Walker, 2005. An empirical test of source–sink dynamics induced by hunting. Journal of Applied Ecology, 42, 910 –92.

Oliveira, T., Paviolo, A., Schipper, J., Bianchi, R., Payan, E. & S.V. Carvajal, 2015. *Leopardus wiedii*. The IUCN Red List of Threatened Species 2015: e.T11511A50654216.

Palomares, F. & T.M. Caro, 1999. Interspecific Killing among Mammalian Carnivores. The American Naturalist, 153(5): 492-508.

Panario, D., 1988. Geomorfología del Uruguay. Propuesta de un marco estructural y un esquema de evolución del modelado del relieve uruguayo. Universidad de la Republica, Facultad de Humanidades y Ciencia.

Paruelo, J.M., Jobbagy, E.G., Oesterheld, M., Golluscio, R.A. & M. R. Aguiar, 2007. The grasslands and steppes of Patagonia and the Rio de la Plata plains. En: The physical geography of South America (Eds. Veblen, T.T., Young, K.R. & Orme, A.R.) pp 232–248 pp. Oxford University Press, New York, EE.UU.

Paruelo, J.M., Texeira, M., Staiano, L., Mastrángelo, M., Amdana, L. & F. Gallego, 2016. An integrative index of Ecosystem Services provision based on remotely sensed data. Ecological Indicators, 71: 145-154.

Paviolo, A., Di Blanco, Y., De Angelo, C. D. & M. S. Di Bitetti, 2008. Protection Affects the Abundance and Activity Patterns of Pumas in the Atlantic Forest. Journal of Mammalogy, 90(4): 926-934.

Pedó, E., Tomazzoni, A. C., Hartz, S.M. & A. U. Christoff, 2006. Diet of crab-eating fox, *Cerdocyon thous* (Linnaeus) (Carnivora, Canidae), in a suburban area of southern Brazil. Revista Brasileira de Zoologia, 23 (3): 637-641.

Pereira, J.A., 2010. Activity pattern of Geoffrey's cats (*Leopardus geoffroyi*) during

a period of food shortage. Journal of Arid Environments, 74: 1106-1109.

Pereira, J.A. & A. J. Novaro, 2014. Habitat-specific demography and conservation of Geoffroy's cats in a human dominated landscape. Journal of Mammalogy, 95(4): 1025-1035.

Pereira, J.A., Fracassi, N.G. & M.M. Uhart, 2006. Numerical and spatial responses of Geoffroy's cat (*Oncifelis geoffroyi*) to prey decline in Argentina. Journal of Mammalogy, 87(6): 1132-1139.

Pereira, J.A., Walker, R.S. & A.J. Novaro, 2012. Effects of livestock on the feeding and spatial ecology of Geoffroy's cat. Journal of Arid Environments, 76: 36-42.

Pereira, J.A., Lucherini, M. & T. Trigo, 2015. *Leopardus geoffroyi*, The IUCN Red List of Threatened Species 2015: e.T15310A50657011.

Perfecto, I. & J. Vandermeer, 2008. Biodiversity conservation in tropical agroecosystems: a new conservation paradigm. Annals of the New York Academy of Sciences. doi: 10.1196/annals.1439.011. PMID: 18566094.

Polis, G.A., Myers, C.A. & R.D. Holt, 1989. The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other. Annual Review of Ecology and Evolution, 20: 297-330.

Prugh, L.R., Chantal, J.S., Clinton, W.E., William, T.B., Ripple, W.J., Laliberte, A.S. & J. S. Brashares, 2009. The Rise of the Mesopredator. BioScience, 59: 779-791.

Prugh, L. R. & K. J. Sivy, 2020. Enemies with benefits: Integrating positive and negative interactions among terrestrial carnivores. Ecology Letters, 23: 902–18.

Purvis, A.., Gittleman, L., Cowlishaw, G. & M. G. Mace, 2000. Predicting extinction risk in declining species Proceedings of the Royal Society B**.** 267:1947-1952

Quadros, J. & L.A. Monteiro-Filho, 2001. Diet of the Neotropical otter, *Lontra longicaudi*s, in an Atlant Forest area, Santa Catarina State, Southern Brazil. Studies on Neotropical Fauna and Environment, 36: 15-21.

Queirolo, D., 2016. Diversidade e padrões de distribuição de mamíferos dos campos do Uruguai e sul do Brasil. Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay, 25(2): 92-246.

Reid, F., Helgen, K. & J.F. Gonzalez-Maya, 2016. *Procyon cancrivorus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T41685A45216426.

Reid, R., Bedelian, S.C., Said, M.Y., Kruska, R.L., Mauricio, R.M., Castel, V. Olson, J. & P.K. Thornton, 2010. Global livestock impacts on biodiversity. En: Livestock in a changing landscape, Volume 1: Drivers, consequences, and responses (Eds. H Steinfeld, HA Mooney, F Schneider, & LE Neville), Washington D.C: Island Press, 111–138.

Rheingantz, M. & C. Trinca, 2021. *Lontra longicaudis*. The IUCN Red List of Threatened Species 2015: e.T12304A21937379.

Rheingantz, M., Waldemarin, H., Rodrigues, L. & T. Moulton, 2011. Seasonal and spatial differences in feeding habits of the Neotropical otter (*Lontra longicaudis*) (Carnivora: Mustelidae) in a coastal catchment of southeastern Brazil. Zoologia, 28(1): 37-44.

Riginos, C., Porensky, L.M., Veblen, K., Odadi, W.O. Sensenig, R.L., Kimuyu, D., Keesing, F., Wilkerson, M.L. & T.P Young, 2012. Lessons on the relationship between livestock husbandry and biodiversity from the Kenya Long-term Exclosure Experiment (KLEE). Pastoralism: Research, Policy and Practice, 2:10, 1-22.

Ripple, W.J., J.A. Estes, R.L. Beschta, C.C. Wilmers, E.G. Ritchie, M. Hebblewhite, J. Berger, B. Elmhagen, M. Letnic, M. P. Nelson, O. J. Schmitz, D.W. Smith, A.D. Wallach & A.J. Wirsing, 2014. Status and ecological effects of the world 's largest carnivores. Science, 343: 151-162.

Ripple, W.J. & R. L. Beschta, 2004 Wolves and the Ecology of Fear: Can Predation Risk Structure Ecosystems? *BioScience*, 54 (8):755–766.

Rocha, V. J., Reis, N. & M. L. Sekiama, 2004. Dieta e dispersão de sementes por *Cerdocyon thous* (Linnaeus) (Carnívora, Canidae), em um fragmento florestal no Paraná, Brasil. Revista Brasileira de Zoologia, 21 (4): 871-876.

Rodríguez, M. R. & B. Molina. 2000. El zorro de monte (*Cerdocyon thous*) como agente dispersor de semilla de palma. PROBIDES, Documento de Trabajo, Nº 30, 32 pp.

Roemer, G.W., Gompper, M.E. & B. Van Valkenburgh, 2009. The Ecological Role of the Mammalian Mesocarnivore. BioScience, 59(2): 165-173.

Schiaffini, M. I., Cravino Mol, A**.,** González, E. M., Martínez Lanfranco, J. A**.,** Buschiazzo, M., Bou, N**.,** Cosse, M**.** & S. González, 2023. Carnivorans from Uruguay: updated distribution and changes through time. Mastozoología Neotropical. 30(2): e0959.

Schieltz, J. M. & D. I. Rubenstein, 2016. Evidence based review: positive versus negative effects of livestock grazing on wildlife. What do we really know? Environmental Research Letters, 11:113003.

Schipper, J., Chansom, J., Chiozza, F., et al., 2008. The Status of the World's Land and Marine Mammals: Diversity, Threat, and Knowledge. Science, 322: 225-230.

Servín, J., 2013. Perspectivas de estudio, conservación y manejo de los Carnívoros en México. THERYA, 4(3):427-430.

Sharma, R.K., Bhatnagar, Y.V. & C. Mishra, 2015. Does livestock benefit or harm snow leopards? Biological Conservation, 190: 8–13. Sillero-Zubiri, C. & M.K. Laurenson, 2001. Interactions between carnivores and local communities: Conflict or co-existence? En: Carnivore Conservation Symposia (Eds. Gittleman, J., Funk, S., Macdonald, D.W., Wayne, R.K.); pp. 282–312. Cambridge University Press: New York, NY, USA.

Sillero-Zubiri, C. & K. Laurenson. 2001. Interactions between carnivores and local

communities: Conflict or co-existence? En: Proceedings of a Carnivore Conservation Symposia, (Eds. Gittleman, J, Funk, S., Macdonald D.W. &R.K. Wayne). Zoological Society of London, UK. pp. 282-312.

Soriano, A. 1992. Río de la Plata Grasslands. En: Ecosystems of the World. Natural Grasslands: Introduction and Western Hemisphere (Ed. Coupland, R.T.), pp. 367–407. Elsevier, New York, EE.UU.

Steffen, W., Sanderson, A., Tyson, P. D., Jäger, J., Matson, P. A., Moore III, B., Oldfield, F., Richardson, K., Schellnhuber, H. J., Turner, B. L. & R.J. Wasson, 2004. *Global Change and the Earth System: A Planet Under Pressure*. Springer-Verlag. https://doi.org/10.1007/978-3-662-05389-7

Thornton, P.K., Kruska, R.L., Henninger, N., Kristjanson, P.M., Reid, R.S., Atieno, F., Odero, A. & T. Ndegwa, 2002. Mapping Poverty and Livestock in the Developing World. International Livestock Research Institute, Nairobi, Kenya. 124 pp.

Tirelli, F., Trigo, T.C., Queirolo, D., Kasper, C. B., Bou, N., Peters, F., Mazim, F., MartínezLanfranco, J.A., Gonzalez, E. M., Espinosa, C., Favarini, M., Gonçalves da Silva, L., Macdonald, D. W., Lucherini, M. & E. Eizirik, 2021. High extinction risk and limited habitat connectivity of Munoa's pampas cat, an endemic felid of the Uruguayan Savanna ecorregión. Journal for Nature Conservation, 62: 126009.

Travaini, A., Delibes, M. & O. Ceballos, 1998. Summer foods of the Andean hog-nosed skunk (*Conepatus chinga*) in Patagonia. Journal of Zoology, 246: 457-460.

Treves, A. & K. U. Karanth, 2003. Human-Carnivore Conflict and Perspectives on Carnivore Management Worldwide', 17(6): 1491-1499.

Treves, A., Martin, K.A., Wydeven, A.P. & J. E. Wiedenhoeft, 2011. Forecasting Environmental Hazards and the Application of Risk Maps to Predator Attacks on Livestock. BioScience 61(6):451-458.

Trolle, M, Noss, A. J., Lima, E. & J. C. Dalponte, 2007. Camera-trap studies of maned wolf density in the Cerrado and the Pantanal of Brazil. Biodiversity and Conservation, 16: 1197-1204.

Turcatti, S. 2021. Análisis del patrón de actividad y uso de hábitat de tres especies de mesocarnívoros en los pastizales templados de Brasil y Uruguay. Tesis de Maestría. Universidad de la República.

UNEP, 2011. Annual report UNEP 2010. https://wedocs.unep.org/20.500.11822/7915.

Van de Kerk, M., de Kroon, H., Conde, D. A. & E. Jongejans, 2013. Carnivora population dynamics are as slow and as fast as those of other mammals: implications for their conservation. PLoS ONE, 8(8): e70354.

Vieira, E. M. & D. Port, 2007. Niche overlap and resource partitioning between two sympatric fox species in southern Brazil. Journal of Zoology, 272: 57-63.

Wasiolka, B. & N. Blaum, 2011. Comparing biodiversity between protected savanna

and adjacent non-protected farmland in the southern Kalahari', Journal of Arid Environments, 75(9): 836-841.

Woodroffe, R. 2000. Predators and people: using human densities to interpret declines of large carnivores. Animal Conservation, 3; 165–173.

Woodroffe, R.; Thirgood, S.; Rabinowitz, A. 2005 The impact of human-wildlife conflict on natural systems. En People and Wildlife; Cambridge University Press: New York, NY, USA, pp. 1-12.

WWF. 2012. *Living Planet Report 2012: Biodiversity, biocapacity and better choices*. World Wide Fund for Nature. https://wwf.panda.org/discover/our_focus/footprint2/lpr_2012/

Young, T. P., Porensky, L. M., Riginos, C., Veblen, E., Odadi, W., Kimuyu, D. M., Charles, G. K. & H. S. Young, 2018. Relationships between cattle and biodiversity in multiuse landscape Revealed by Kenya Long-Term Exclosure Experiment. Rangeland Ecology and Management, 71(3): 281-291.

Zambra, N., Piaggio, J. & R. Ungerfeld, 2022. Characteristics of sheep farms and livestock practices that influence sheep predation in Uruguay. Mastozoología Neotropical, 29(1): e0566.

Zúñiga, A.H. & J.E. Jiménez, 2010. Uso de técnicas no invasivas en el estudio ecológico de carnívoros: Un análisis cuantitativo. Gestión Ambiental, 19: 67-96.

CAPÍTULO I. Diversidad de carnívoros presentes en un área agroganadera del noreste del Uruguay

Zorrillo (*Conepatus chinga*) Autora de la foto: Alexandra Cravino

Resumen

Según el grado de transformación del ecosistema, la matriz puede facilitar o dificultar el movimiento de las especies, al actuar como corredor, filtro o barrera. El estudio y análisis de cómo la fauna silvestre alcanza la coexistencia con actividades humanas es fundamental para mantener la biodiversidad dentro de áreas cada vez más afectadas por la intervención humana. El objetivo del presente capítulo fue describir la diversidad de las especies de carnívoros continentales en bosques nativos de un área agroganadera del noreste del Uruguay. En un primer paso, se estimó la riqueza específica, la incidencia y el índice de actividad relativa de cada especie, asignándole a cada una su gremio trófico correspondiente. Luego, mediante los números de diversidad de Hill (*xD*) se estimó la diversidad de cada zona en las que se dividió el área de estudio. De forma complementaria, se realizaron diagramas de dispersión modificados de Olmstead Tukey, representar la tasa de captura media contra la incidencia (número de estaciones de muestreo con registro) de cada una de las especies, lo que permite clasificar a cada especie en términos relativos como: "rara" (tasa de captura e incidencia más baja que los valores medios), "dominante" (con tasa de captura e incidencia más altas que los valores medios), "frecuente" (tasas de captura más bajas que los valores medios e incidencia más alta) y "ocasional" (con tasas de captura más altas que los valores medios e incidencia más baja). Tras un esfuerzo de muestreo de 8.293 días-trampa se obtuvieron 780 registros de ocho especies de carnívoros. La riqueza específica reportada coincide con las obtenidas en otros estudios para el país. El zorrillo (*Conepatus chinga*), el zorro perro (*Cerdocyon thous*) y el gato montés (*Leopardus geoffroyi*), tres especies generalistas de hábitat, fueron las especies con mayor tasa de registro, incidencia y clasificadas como dominantes. A pesar de contar con un período de muestreo más corto y una mayor expansión agrícola, la zona C presentó una distribución más equitativa de las abundancias relativas. El margay (*Leopardus wiedii*), se posicionó en el cuarto lugar en términos de abundancia relativa en dos de las tres zonas en las que se dividió el área de estudio. Esto resalta la relevancia de este trabajo respecto a la especie, dado que es uno de los pocos estudios realizados en el área de distribución conocida de este felino en nuestro país. Este trabajo contribuye con información sobre cómo la fauna silvestre coexiste con distintas actividades antrópicas al noreste de Uruguay.

Palabras clave: Riqueza específica, abundancia relativa, mesocarnívoros.

1.1.Introducción

Resulta imprescindible considerar el papel que cumple la matriz que rodea a los fragmentos de bosque en paisajes antropizados. La matriz ejerce una influencia directa sobre la conectividad funcional, el uso del espacio y las posibilidades de desplazamiento de las especies silvestres (Kupfer et al., 2006). Su calidad y estructura pueden mitigar o amplificar los efectos de la fragmentación del hábitat, actuando como corredor, filtro o barrera según el grado de transformación del entorno (Prevedello y Vieira, 2010). En este sentido, matrices de menor intensidad, como pastizales naturales, o sistemas agroforestales, tienden a ser más permeables y favorables para la fauna, mientras que matrices altamente modificadas, como los monocultivos intensivos o zonas urbanizadas, pueden reducir drásticamente la movilidad, aumentar los riesgos de mortalidad y limitar el acceso a recursos clave (Tscharntke et al., 2012). Para poder desarrollar estrategias efectivas de conservación, es crucial comprender cómo las especies silvestres interactúan en estas áreas (Ferreira et al., 2018). La posición trófica, la movilidad y la adaptación al hábitat son factores claves que determinan cómo la fragmentación y las condiciones ambientales afectarán a cada especie (Ewers y Didham, 2005). Entre las especies de carnívoros, se observan diferencias en su susceptibilidad a la pérdida y fragmentación del hábitat (Crooks, 2002). Aquellas especies con comportamientos más generalistas en cuanto a su hábitat y ecología trófica tienden a utilizar en mayor medida las áreas altamente fragmentadas en comparación a las especies con comportamientos más especialistas en lo que refiere a hábitat y dieta (Gehring y Swihart, 2003; Ewers y Didham, 2005; Tscharntke et al., 2012). En las regiones templadas y tropicales se ha observado que los carnívoros suelen utilizar las áreas dedicadas a las producciones agropecuarias, siendo los félidos, cánidos y mustélidos las familias más reportadas (Ferreira et al., 2018).

Particularmente en Uruguay el territorio está dominado por pastizales (65%), y cerca del 5% es ocupado por bosques nativos que albergan una rica diversidad de especies vegetales y animales (MVOTMA, 2010). Se estima que la mayor parte de los mamíferos terrestres silvestres utilizan a los bosques nativos como refugio, fuente de alimentos y/o ruta de tránsito (González y Martínez-Lanfranco, 2010). Por otra parte, cerca del 90% de la superficie del territorio uruguayo es apta para actividades agropecuarias, que engloban la agricultura, la ganadería y la forestación como principales producciones (Uruguay XXI, 2022). Desde su introducción en Uruguay durante la primera mitad del siglo XVII, el ganado ha aprovechado tanto los pastizales como los bosques nativos (Moraes, 2007) e

interactúa con los bosques de diversas formas, pasando a menudo a través de estos en busca de sombra, agua y forraje en períodos en que disminuye la productividad de los pastizales, como lo son períodos secos (Etchebarne y Brazeiro; 2016).

A pesar de que la ganadería extensiva es una de las principales actividades económicas del Uruguay (DIEA, 2021), las interacciones entre la fauna silvestre y el ganado en los bosques apenas han sido estudiadas en el país. González (2022) señaló que, en los bosques nativos del centro y litoral oeste de Uruguay, la presencia del ganado no parece afectar negativamente al registro ni la riqueza específica del ensamble de mamíferos silvestres. Todas las especies de mamíferos fueron registradas por esta autora tanto en ambientes donde estaba presente el ganado como en aquellos donde estaba ausente, por lo que ninguna especie sería excluida por la presencia de ganado. En cambio, al enfocarse en la tasa de registros de cada especie, encontró evidencia tanto de interacciones negativas como positivas con la ganadería. A medida que aumentaba la presencia de ganado observó una disminución en la abundancia relativa de tres especies, el mano pelada (*Procyon cancrivorus*), el zorrillo (*Conepatus chinga*) y el tatú peludo (*Euphractus sexcinctus*), indicando una posible interacción negativa. En contraste, evidenció un incremento en la abundancia relativa del tatú (*Dasypus novemcinctus*), el carpincho (*Hydrochoerus. hydrochaeris*) y el guazubirá (*Subulo gouazoubira*) en relación con la presencia de ganado. Por su parte, Cavalli (2019) registró en Paso Centurión (Cerro Largo) una relación negativa entre la riqueza de especies de mamíferos silvestres y la frecuencia de ganado. Ante ello, el autor sugiere que la implementación de un sistema rotacional de pastoreo podría reducir la ocupación de vacunos en el bosque favoreciendo la presencia de las especies silvestres.

Considerando la variedad de formas de vida, dieta y comportamiento que presentan los mesocarnívoros (Van Valkenburgh, 1995), es posible que la heterogeneidad, y los patrones del paisaje que resultan de las actividades antrópicas, influyan de manera desigual en cada especie (Torre et al., 2022). Podría ocurrir que algunas especies eviten las zonas modificadas, mientras que otras las utilicen con mayor frecuencia (Hipólito et al., 2016). Es posible incluso que las especies generalistas que habitan el bosque lo utilicen de forma diferente ya que son capaces de explorar diversos tipos de recursos y exhiben amplios ámbitos de hogar (Avrin et al., 2023). Además, pueden presentar distintas respuestas comportamentales a lo largo de un gradiente de uso del suelo (Grajera et al., 2021).

Esta interacción compleja entre la fauna silvestre y las actividades antrópicas, puntualmente aquellas productivas (ganadería y agricultura), y su incidencia en los bosques nativos de Uruguay, hacen necesario la obtención de datos robustos sobre la biología y ecología de las especies para poder comprender mejor esta dinámica. De esta manera la pregunta que guía este capítulo es: ¿Cómo varía la diversidad de mesocarnívoros en función de los diferentes tipos de actividades antrópicas presentes en el área de estudio?

1.2. Objetivo general

Describir la diversidad de mesocarnívoros terrestres presentes en los bosques nativos de un área agroganadera en el noreste de Uruguay.

1.3. Objetivos específicos

1. Identificar qué especies de mesocarnívoros habitan los bosques nativos de un área agroganadera del noreste del Uruguay.

2. Determinar la actividad relativa de las especies de mesocarnívoros presentes en los bosques nativos del área de estudio.

3. Comparar la diversidad de mesocarnívoros teniendo en cuenta el tipo de actividad antrópica que se realiza en esa zona.

1.4. Hipótesis

El grado de modificación del suelo en la matriz que rodea los parches de bosque nativo determina la diversidad de mesocarnívoros presentes en un área agroganadera en el noreste de Uruguay.

1.5. Predicciones

Los bosques nativos rodeados por una matriz exclusivamente agrícola mostrarán una menor riqueza y actividad relativa de mesocarnívoros en comparación con áreas donde la transformación del suelo es menor como la ganadería.

1.6. Materiales y Métodos

1.6.1. Diseño de muestreo

Cada una de las zonas (A-ganadera, B-ganadera, C-agrícola) en las que se dividió el área de estudio (Figura 1.1) fue muestreada en dos ocasiones, instalando 53 estaciones de muestreo en el primer período (A1 + B1 + C1) y 50 en el segundo (A2 + B2 + C2) (Tabla 1.1). En cada estación de muestreo se instaló una cámara trampa modelo Scoutguard Zeroglow-10M, ubicada a unos 50 cm por encima del suelo y programada para grabar vídeos de 20 segundos, con un intervalo de al menos dos minutos entre vídeos sucesivos (Noss et al., 2013). Las estaciones permanecieron activas durante las 24 horas del día por un mínimo de 80 días consecutivos (Di Bitetti et al., 2006; Paviolo et al., 2008). La información más detallada sobre el diseño de muestreo se encuentra en la introducción general del presente documento.

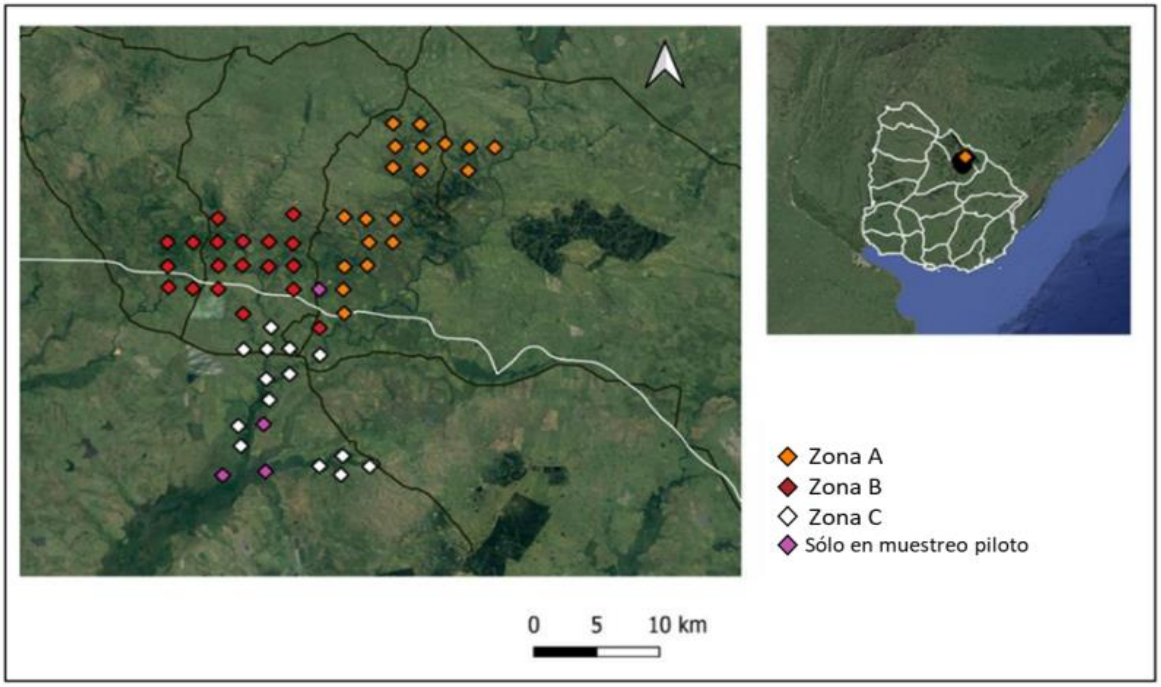

Figura 1.1. Mapa de las estaciones de muestreo ubicadas en el área de estudio considerando las zonas A, B y C.

Tabla 1.1. Área, número de estaciones funcionales, período y total de días-trampa para cada uno de los muestreos realizados.

Área	Estaciones de muestreo	Período de muestreo	días-trampas
A1	19	oct/2015-abr/2016	2116
B1	18	abr/2016 -jul/2016	1458
C1	16	nov/2016 -feb/2017	1273
A2	19	jul/2016 - oct/2016	1519
B2	17	feb/2017 - jun/2017	1420
C2	14	oct/2017-dic/2017	507

1.6.2. Procesamiento y análisis de datos

El esfuerzo de muestreo se calculó multiplicando el número de cámaras trampa instaladas por el total de días que permanecieron activas (días-trampa) y el éxito de captura como el número total de registros independientes sobre el esfuerzo de muestreo multiplicado por 100 (Pérez–Irineo y Santos-Moreno, 2013). Se consideró como registros independientes a aquellos espaciados temporalmente por al menos una hora, y las capturas de múltiples individuos en una misma filmación se consideraron como una sola detección de la especie (Lucherini et al., 2009; Linkie y Ridout, 2011; Bu et al., 2016; Azevedo et al., 2018). Debido al elevado número de registros continuos de animales domésticos como vaca (*Bos taurus)* y oveja (*Ovis aries*), el tiempo que debió transcurrir entre cada evento para que fuera considerado independiente fue de 24 horas en el caso de estos animales (Di Bitetti et al., 2020).

Para estimar la diversidad alfa, se calculó la riqueza de especies (Villareal et al., 2006), y el porcentaje de estaciones en las que se registró a la especie (la incidencia) (Castro-Prieto, 2009). Luego, se calculó el índice de actividad relativa (IAR) de cada especie, dividiendo el número de registros independientes de una especie sobre el número total de registros de mesocarnívoros por cada 100 días-trampa (Carbone et al., 2001; Díaz-Pulido y Payán Garrido, 2012; Pérez Solano et al., 2018). Estos registros describen la distribución de la actividad de los carnívoros.

Asimismo a cada especie se le asignó un gremio o categoría trófica: (1) omnívora a aquellas que no tienden a consumir un tipo de alimento específico, (2) carnívora a aquellas que consumen principalmente vertebrados terrestres vivos, (3) frugívoras cuando consumen principalmente frutos, (4) insectívora cuando consumen preferentemente insectos y otros invertebrados terrestres, (5) piscívora si consumen mayoritariamente peces, y (6) carroñera

cuando consumen mayormente restos de animales muertos, pero pueden incluir otros tipos de alimentos (Van Valkenburgh, 1989; Dalerum et al., 2009). Para asignar cada especie a uno de los gremios propuestos, se consultó bibliografía sobre estudios de hábitos alimenticios de las especies involucradas (Medel y Jaksic, 1988; Emmons y Feer, 1997; Travaini et al., 1998; Rodríguez y Molina, 2000; Quadros y Monteiro-Filho, 2001; Delgado-V, 2002; Macfadem y MarinhoFilho, 2002; Sunquist y Sunquist, 2002; Bueno y Motta-Junior, 2004; Donadio et al., 2004; Manfredi et al., 2004; Rocha et al., 2004; García y Kittlein, 2005; Pedó et al., 2006; Pereira et al., 2006; Vieira y Port, 2007; Bianchi et al., 2011; Rheingantz et al., 2011).

Con el fin de identificar las diferencias en la diversidad de cada zona, se estimó la diversidad del ensamble en cada una de las zonas en las que se dividió el área de estudio mediante los números de diversidad de Hill (^{x}D) (Hill, 1973). El número de diversidad de Hill incorpora la abundancia relativa, la riqueza de especies y describe la diversidad según tres parámetros diversidad, del orden 0 (^{0}D), del orden 1 (^{1}D) y del orden 2 (^{2}D) (Jost, 2007; Chao et al., 2014). Con la misma información, se evaluó la completitud del inventario utilizando los números de Hill, ya que estos permiten estimar la diversidad efectiva considerando tanto la riqueza de especies como su abundancia relativa, proporcionando así una medida integral del grado en que el muestreo refleja la estructura real de la comunidad.

La diversidad del orden 0 (^{0}D), q_0 = representa la riqueza de especies, donde todas las especies de la muestra son igualmente ponderadas en la ecuación (Chao et al., 2014).

La diversidad de orden 1 (^{1}D), q_1 = índice exponencial de Shannon, pondera las especies según su abundancia relativa evidenciando a las especies con abundancia relativa baja o media (Chao et al., 2014).

$$q_1 = e^{H'}$$

Donde H′ es el índice de Shannon:

$$H' = -\sum p_i \ln(p_i)$$

En este caso, p_i es la proporción de individuos de la especie i respecto al total.

Por último, la diversidad de orden 2 (^{2}D), q2 = índice inverso de Simpson refleja la diversidad ponderando especialmente las especies con abundancia relativa alta, es decir,

las especies dominantes (Chao et al., 2014).

$$q_2 = 1 / \sum p^2_i$$

Donde p_i es la proporción de individuos de la especie *i* respecto al total.

Luego, fue calculado el índice de equidad EF1, 2= $^2D/^1D$ (EF= equidad; ^2D= orden dos de diversidad; ^1D= orden uno de diversidad) con los números efectivos de especies. Esta relación permite representar la proporción de especies dominantes en la comunidad, indicando cuán equitativamente se distribuyen las abundancias entre las especies (Jost, 2010). Además, estos índices se representaron gráficamente (Hsieh y Chao, 2016). Estos análisis se realizaron con el paquete iNEXT del software libre R (R Core Team, 2017).

Por último, se realizaron diagramas de dispersión modificados de Olmstead Tukey (Sokal y Rohlf, 2012) a través del cual se puede representar la tasa de captura media contra la incidencia (número de estaciones de muestreo con registro) de cada una de las especies, lo que permite clasificar a cada especie en términos relativos como: "rara" (tasa de captura e incidencia más baja que los valores medios), "dominante" (con tasa de captura e incidencia más altas que los valores medios), "frecuente" (tasas de captura más bajas que los valores medios e incidencia más alta) y "ocasional" (con tasas de captura más altas que los valores medios e incidencia más baja).

1.7. Resultados

1.7.1 Diversidad alfa

Con un esfuerzo de muestreo de 8.293 días-trampa y un éxito de captura de 9,4%, se obtuvieron un total de 780 registros independientes correspondientes a ocho especies del orden Carnívora, pertenecientes a cinco familias: Mephitidae, Canidae, Felidae, Procyonidae y Mustelidae (Tabla 1.2 y Figura 1.2). Las especies registradas en más estaciones fueron el zorrillo (78%), el zorro perro (78%) y el gato montés (76%), mientras que en el otro extremo se ubicaron el hurón (6%) y el lobito de río (4%). Cabe señalar que para esta última especie 39 de los 40 registros fueron obtenidos en una única estación de muestreo ubicada próxima a una madriguera. El conjunto de las ocho especies fue registrado en su totalidad únicamente en la zona C. En cuanto al gremio trófico, de las ocho especies registradas, cuatro son omnívoras, tres carnívoras y una piscívora (Tabla 1.2 y

Figura 1.2).

Tabla 1.2. Información básica de las especies de mesocarnívoros registradas, número de registros independientes (Reg.indep.), índice de actividad relativa (IAR), número de estaciones de registro, junto al porcentaje del que representan del total (incidencia), área donde se registró y gremio trófico al que pertenece.

Familia	Especie	Nombre común	Reg. indep.	IAR	Nº estaciones (%)	Área	Gremio trófico
Felidae	*Leopardus*	gato montés	126	16,1	38(76)	A, B, C	Carnívoro
Felidae	*Leopardus*	Margay	75	9,6	25(50)	A, B, C	Carnívoro
Canidae	*Cerdocyon*	zorro perro	176	22,5	38(76)	A, B, C	Omnívoro
Canidae	*Lycalopex*	zorro gris	44	5,6	15(30)	A, B, C	Omnívoro
Mephitidae	*Conepatus*	Zorrillo	266	34,1	39(78)	A, B, C	Omnívoro
Procyonidae	*Procyon*	mano pelada	49	6,28	22(44)	A, B, C	Omnívoro
Mustelidae	*Galictis cuja*	Hurón	4	0,5	3(6)	B, C	Carnívoro
Mustelidae	*Lontra*	lobito de río	40	5,1	2(4)	C	Piscívoro

Figura 1.2. Fotos de algunos registros de las ocho especies de mesocarnívoros captadas durante el muestreo. A) *Leopardus geoffroyi*, gato montés; B) *Leopardus wiedii*, margay; C) *Lycalopex gymnocercus*, zorro gris; D) *Cerdocyon thous*, zorro perro; E) Tres individuos de *Galictis cuja*, hurón: F) *Conepatus chinga*, zorrillo; G) *Lontra longicaudis*, lobito de río: y H) *Procyon cancrivorus*, mano pelada**.**

1.7.2 Comparación entre áreas

Los valores de cobertura de la muestra, es decir, el porcentaje de la diversidad observada en comparación con la diversidad total estimada, se muestran por encima del 99% en las tres zonas, lo que indica que los registros son una muestra representativa de la diversidad de la comunidad y que son comparables entre sí (Figura 1.3). La diversidad observada y estimada para las tres dimensiones de los números de Hill, evidencian que la zona C

(agrícola) presentó una mayor riqueza de especies, diversidad y equidad (Tabla 1.3). Asimismo, la zona C presentó los valores más altos de patrones de diversidad observados, en comparación a las zonas A y B, encontrando diferencias significativas en el número efectivo de especies (^0D) de la zona B y de la zona C con respecto a la A, ya que los intervalos de confianza de 95% no se superponen (Figura 1.3). En cambio, la curva de ^1D y de dominancia ^2D de las zonas A y B se superponen, encontrándose diferencias significativas entre estas dos áreas y la C.

Tabla 1.3. Valores de diversidad observada y estimada para sus tres dimensiones ^0D, ^1D, y ^2D y el índice de equidad para cada zona del área de estudio.

Zona	Diversidad	Valor observado	Valor estimado	Error estándar	Índice de Equidad
A	^0D	6,00	6,00	0	0,83
	^1D	4,52	4,56	0,18	
	^2D	3,78	3,82	0,21	
B	^0D	7,00	7,00	0,32	0,85
	^1D	4,70	4,77	0,23	
	^2D	4,00	4,06	0,24	
C	^0D	8,00	8,00	0,48	0,92
	^1D	6,63	6,72	0,19	
	^2D	6,12	6,24	0,25	

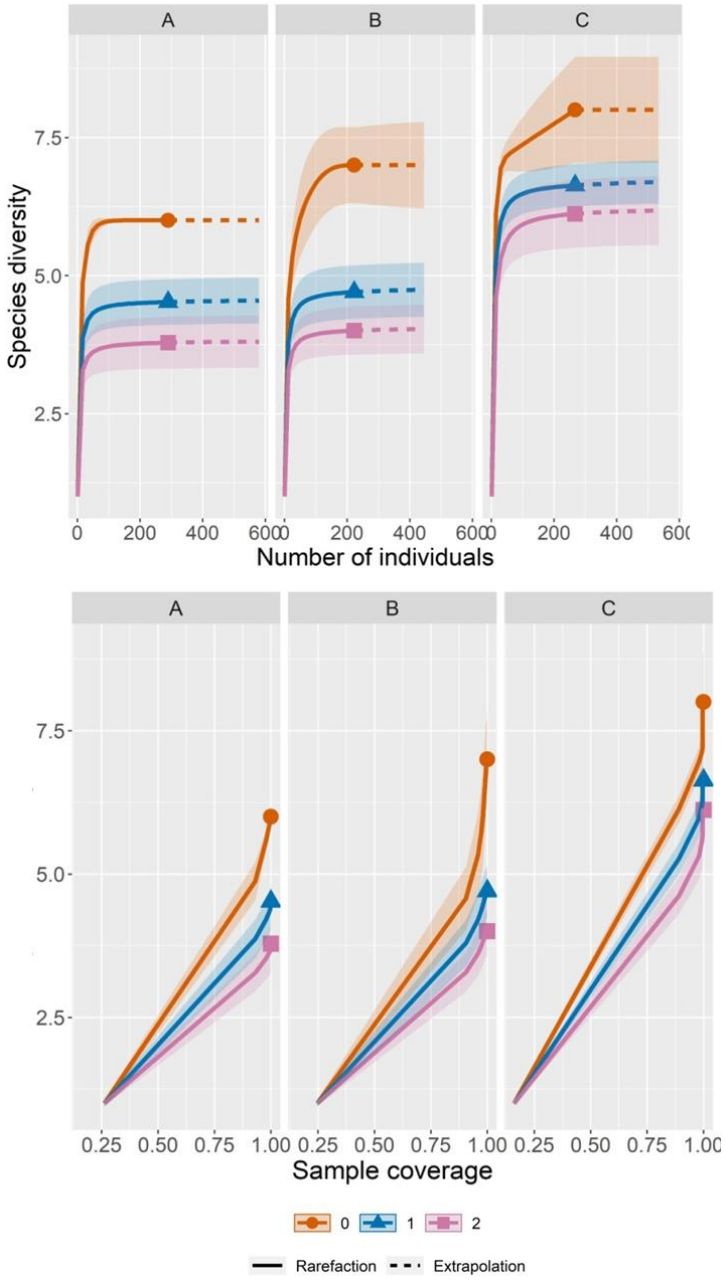

Figura 1.3. Cuadro superior: Diversidad de especies con relación al número de individuos capturados para las zonas A, B y C. Cuadro inferior: diversidad de especies con relación a la cobertura de muestra en cada zona. Las líneas punteadas en cada curva representan la extrapolación (diversidad esperada) y líneas continuas la interpolación (diversidad observada). Los círculos naranjas representan el número de Hill del orden q0 (riqueza de especies); los triángulos azules el orden q1 (diversidad) y los cuadrados violetas el orden q2 (especies dominantes). Las áreas sombreadas representan los intervalos de confianza al 95 % usando Bootstrap muestreo.

Las gráficas de rango-abundancia (Figura 1.4) indican que en las tres zonas (A, B y C), el zorrillo fue la especie más abundante. Además, la estructura de la comunidad de carnívoros fue ligeramente diferente para cada zona, donde la comunidad de la zona C presentó una curva menos pronunciada que las otras dos (Figura 1.4). En términos de la estructura general del ensamble, tres especies fueron clasificadas como dominantes, el zorrillo, el zorro perro y el gato montés, una especie aparece como frecuente, el margay, y, finalmente, cuatro especies aparecen como raras, el mano pelada, el zorro gris, el lobito de río y el hurón (Figura 1.5).

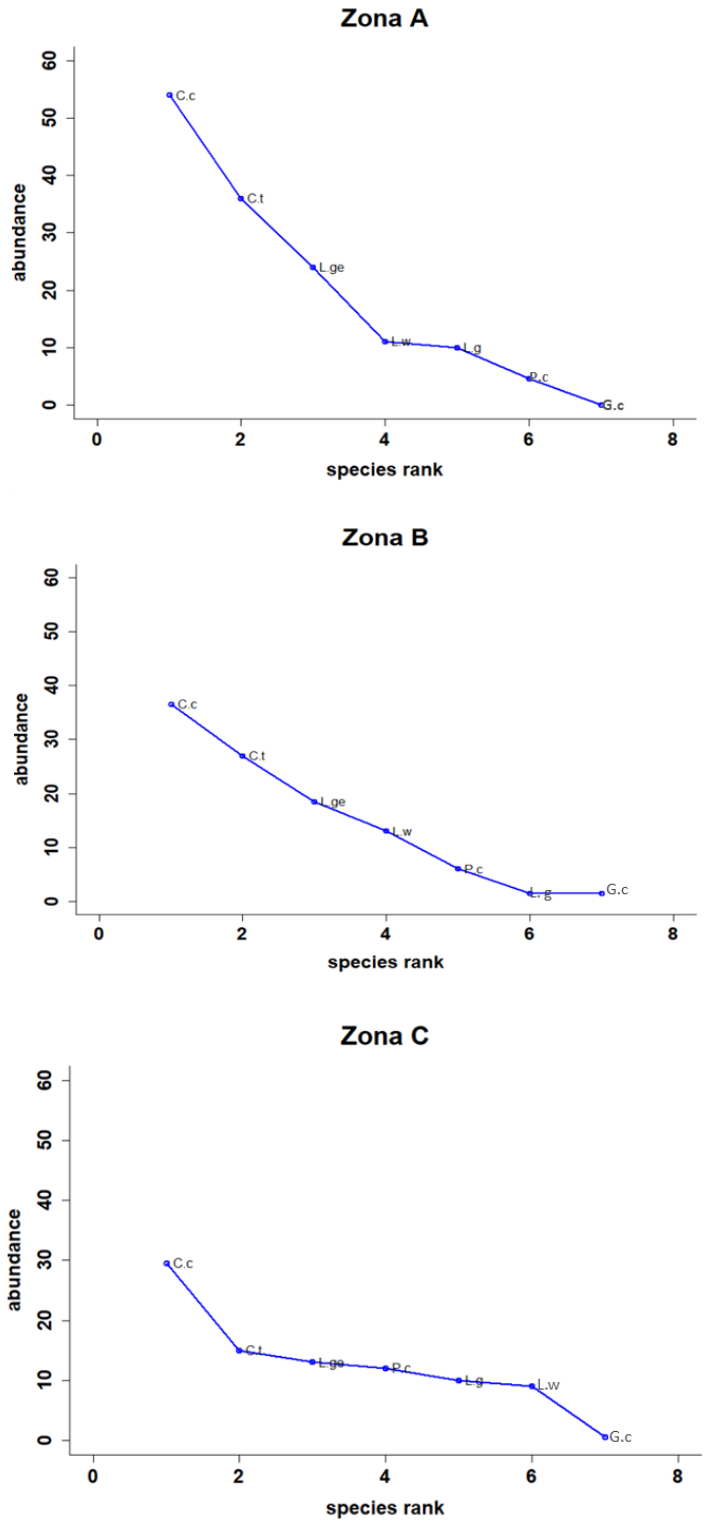

Figura. 1.4. Curvas de Rango-Abundancia de las siete especies de carnívoros en cada una de las zonas en las que se dividió el área de estudio. L.ge = *Leopardus geoffroyi*, L.w = *Leopardus wiedii*, L.g = *Lycalopex gymnocercus*, C.t = *Cerdocyon thous*, C.c = *Conepatus chinga*, P.c = *Procyon cancrivorus*, y G.c = *Galictis cuja*.

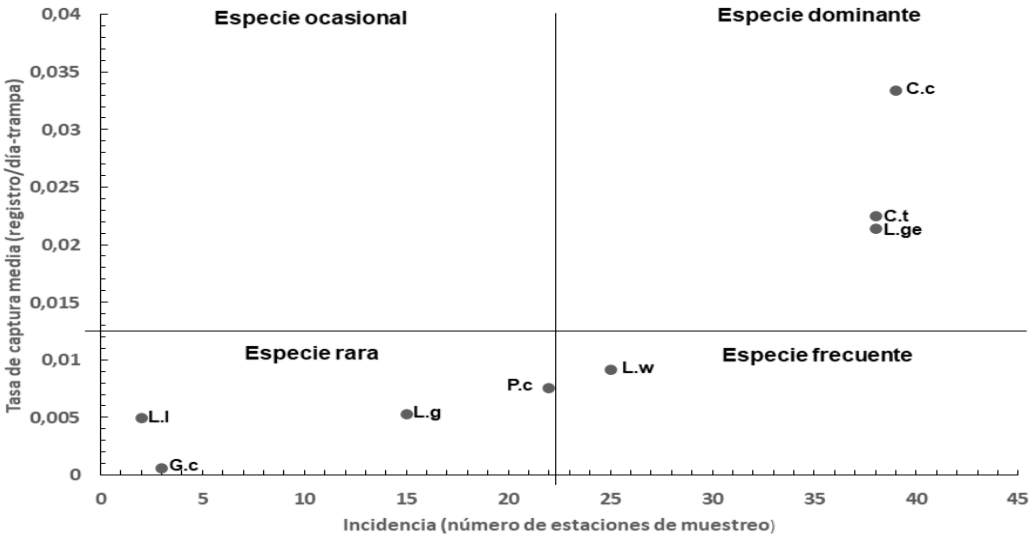

Figura 1.5. Tasa de captura promedio e incidencia de todas las especies de mamíferos sin considerar la presencia de ganado. La línea divide los cuadrantes, teniendo en cuenta los valores medios. Códigos de las especies: C.c: *Conepatus chinga*, C.t: *Cerdocyon thous*, G.c: *Galictis cuja*, L.ge: *Leopardus geoffroyi*, L.g: *Lycalopex gymnocercus*, L.l: *Lontra longicaudis*, L.w: *Leopardus wiedii*, P.c: *Procyon cancrivorus*.

1.8. Discusión

En los dos últimos siglos, los pastizales de Uruguay han experimentado cambios profundos como consecuencia de las actividades antropogénicas relacionadas con la ganadería, la agricultura y la forestación (Brazeiro et al., 2020; Baeza et al., 2022). Estas actividades han ejercido probablemente una influencia significativa en los procesos ecológicos que han dado forma a la diversidad actual de carnívoros o de cualquier otro taxón (Nyakatura y Bininda-Emonds, 2012). Además, dada la falta de conocimiento sobre muchos aspectos ecológicos de las poblaciones de varias especies de carnívoros en América del Sur (Schiaffini et al., 2023), este estudio representa una contribución al conocimiento de las especies de mesocarnívoros que habita los bosques nativos dentro en una matriz agroganadera (agrícola y ganadera) en Uruguay.

Es importante destacar que en el presente estudio se registraron todas las especies de mesocarnívoros reportadas para la zona (Castro-Prieto, 2009; Andrade-Núñez y Aide, 2010; Queirolo, 2016; Schiaffini et al., 2023). En relación con la predicción derivada de la hipótesis central de este capítulo, se pueden resumir los siguientes hallazgos, las diferencias

en la riqueza de especies entre las tres áreas en las que se dividió el área de estudio fueron mínimas, y estuvieron dadas por la presencia de lobito de río, especie que depende de áreas como los bañados y el hurón que suele presentar una ocurrencia ocasional, con apenas una especie de variación, por lo que es no es posible afirmar que existan diferencias reales entre las áreas. A pesar de esto, contrario a lo que esperábamos, los bosques nativos rodeados por áreas de uso ganadero fueron levemente menos diversas que los bosques nativos rodeados por agricultura intensiva. Lo que nos indica que los mesocarnívoros presentes en el área de estudio habitan entornos agrícolas, aprovechando los recursos disponibles, como presas o refugios. Por otra parte, en particular, la zona C de este estudio se caracteriza por una extensa matriz agrícola, pero también una vasta zona inundable durante el invierno y la presencia de una amplia franja de bosque ribereño, que podría ofrecer protección, y refugios a estas especies. Por otro lado, aunque la ganadería representa una transformación del suelo menor que la agricultura intensiva, también puede generar impactos significativos en la fauna, de esta manera nuestros resultados coinciden con lo reportado por Gonzáles (2022) y Cavalli (2019). Esto sugiere que la influencia de la matriz de uso del suelo sobre los mesocarnívoros es posible que no responde únicamente al nivel de transformación, sino también a la disponibilidad de recursos y a la presencia de factores de disturbio asociados a cada sistema productivo. Es necesario seguir profundizando en nuevos estudios para conocer cuál de estos factores influyen en cada especie de mesecarnivoros presentes en el área de estudio.

En cuanto a la riqueza específica, en este trabajo se registraron ocho de los diez mesocarnívoros identificados como frecuentes en Uruguay (Queirolo, 2016; Schiaffini et al., 2023), que representan a las cinco familias reconocidas en el país. A diferencia de nuestro estudio, Castro-Prieto (2009) quien llevó a cabo un muestreo sistemático en el Valle del Lunarejo, paisaje serrano situado al noreste del departamento de Rivera y aproximadamente a unos 160km del área de estudio, registró la presencia de coatí (*Nasua nasua*) especie que tiene una distribución restricta al norte-noreste del Uruguay (Queirolo, 2016) y no está presente en el área de estudio. Así mismo Castro-Prieto (2009) no registra margay ni lobito de río. El margay presenta una distribución que no abarca el Valle del Lunarejo, al menos no ha sido detectado hasta el momento y la ausencia del lobito de río posiblemente esté vinculada al diseño de muestreo ya que su estudio fue realizado en áreas de quebrada alejada de los cuerpos de agua. Al igual que Castro-Prieto (2009); Andrade-Núñez y Aide (2010) y Cravino (2014) el zorro perro fue una de las especies más comunes

reportada y el zorro gris tuvo un menor número de registro. o, incluso, ausente en algunas estaciones de muestreo. Lo que puede estar asociado a un sesgo de muestreo ya que se concentró en áreas de cobertura de monte.

Por otra parte, la estructura trófica de este ensamble también indica diversidad en gremios tróficos, concordando con lo reportado en la bibliografía, ya que se obtuvo una mayor diversidad de carnívoros y omnívoros (tres especies y cuatro especies respectivamente) respecto a los gremios de los insectívoros y piscívoros, sólo estarían representados por una única especie piscívora, aunque el zorrillo puede ser clasificado como omnívoro presenta una fuerte preferencia por insectos (Zapata et al., 2008; Dalerum et al., 2009; Pérez-Irineo y Santos-Moreno, 2013).

Las tres especies con mayor abundancia relativa e incidencia que fueron clasificadas como dominantes, son tres especies generalistas de hábitat capaces de adaptarse al entorno y de utilizar áreas fragmentadas. El zorro perro y el gato montés están ampliamente distribuidas en el país (Schiaffini et al., 2023), con preferencias por áreas boscosas, bosques ribereños, bosque de tipo parque y vegetación arbustiva (Manfredi et al., 2006; Pereira et al., 2006; Maffei et al., 2007; Vieira y Port, 2007). El gato montés muestra una preferencia variada, incluyendo tanto áreas abiertas como boscosas, aunque se observa una mayor asociación con entornos de cobertura más densa (Pereira et al., 2015). El hecho de ser una de las especies más frecuentes en el área de estudio, estaría en concordancia con que en Uruguay es la especie de felino más abundante (González et al., 2016; Schiaffini et al., 2023) y con un grado elevado de tolerancia a la presencia del ser humano (Manfredi et al., 2006; Castillo et al., 2008; Pereira et al., 2012; Castillo et al., 2019). La flexibilidad ecológica de este felino le permite sobrevivir en estos paisajes (Lucherini et al., 2005; Castillo et al., 2008, 2019). El zorrillo por su parte, integró el ensamble reportado para los departamentos de Rivera (Castro-Prieto, 2009; Andrade-Núñez y Aide, 2010), Rocha (Cravino, 2014) y Cerro Largo (Flores, 2022). Al igual que en este trabajo en Cerro Largo, el zorrillo fue de las especies con mayores números de registros (Flores, 2022). En cambio, para Castro-Prieto (2009), Andrade-Núñez y Aide (2010) y Cravino (2014) el zorrillo no presentó una abundancia relativa alta. Esta diferencia podría asociarse en el caso de Castro-Prieto (2009) y Andrade-Núñez y Aide (2010) a los distintos tipos de ambientes muestreados, asociados principalmente a paisajes forestados.

Por otra parte, la única especie catalogada como frecuente, el margay y las cuatro especies catalogadas como raras: el mano pelada, el lobito de río, el hurón y el zorro gris son especies con preferencias de hábitat más marcadas.

El margay es una especie que muestra una fuerte asociación con hábitats que poseen una cobertura arbórea densa, siendo común encontrarlo en bosques altos y densos (Oliveira 1998, 2011). Además, se sugiere que es menos tolerante a los disturbios antropogénicos, como la pérdida y la fragmentación de hábitat relacionada con la expansión agrícola en comparación con otros pequeños félidos (Tortato et al., 2013). En esta investigación, el margay se posiciona en el cuarto lugar en términos de abundancia relativa en dos de las tres zonas definidas en el área de estudio, ambas principalmente áreas ganaderas. Esto destaca la importancia de este estudio en relación con la especie. Por otra parte, la taza de registro puede estar asociada a una menor disponibilidad para la detección debido a sus hábitos arborícolas. En una zona cercana, Andrade-Núñez y Aide (2010) realizaron muestreos con cámara trampa y transectos en búsqueda de rastros u observación directa de mamíferos en un campo de producción forestal en el departamento de Rivera, obteniendo solo un registro de esta especie, al igual que González (2022) en el centro y oeste del Uruguay, pero donde la especie no se había registrado hasta el momento (Cravino et al., 2017). En contraste, Cavalli (2019) obtuvo 54 registros de esta especie en un período de dos años de muestreo con cámaras trampa en Paso Centurión, Cerro Largo. Recientemente, Schiaffini et al. (2023) propuso la necesidad de otorgar un estatus de protección nacional a esta especie debido a sus escasos registros en el país. Estos resultados resaltan la importancia de seguir profundizando el estudio en esta especie ya que este trabajo es uno de los pocos realizados dentro del área de distribución conocida de la especie en nuestro país y es posible que el margay no tenga una baja abundancia relativa en el país, sino que su limitada detección se deba a un muestreo insuficiente.

El mano pelada es una de las especies de carnívoros neotropicales menos estudiada, posiblemente debido a su patrón de actividad nocturno y evasivo (Ceron et al., 2020). Con una amplia distribución en el país (Schiaffini et al., 2023), siendo la laguna Merín, las lagunas costeras de Maldonado y Rocha, una zona con alta idoneidad para esta especie (Coitiño, 2015). En esta se obtuvieron registro en 22 de las 53 estaciones de muestreo, lo que sugiere que podría ser considerada una especie de difícil detección en el área de estudio (Reid et al., 2016; Ceron et al., 2020). Así mismo, presentó más del doble de sus avistamientos independientes en la zona C, zona principalmente agrícola. Es plausible que

las características del paisaje de la zona C, (extensión agrícola, inundación en gran parte del invierno y franja extensa de bosque ribereño), haya proporcionado refugios y una mayor disponibilidad de recursos, incluyendo presas, para esta especie. Además, es necesario tener en cuenta que los resultados obtenidos pueden haber sido influenciados por el período de muestreo llevado a cabo en esta zona, que abarcó desde la primavera hasta el verano. Por otra parte, su actual distribución en el país sugiere que a pesar de ser una especie especialista puede presentar una gran resiliencia a factores antropogénicos (Schiaffini et al., 2023), por lo que es de suma importancia profundizar en su estudio en el país.

El zorro gris, por otro lado, fue registrado en 14 de las 53 estaciones de muestreo, las cuales estaban situadas en el ecotono entre praderas y bosques o en áreas con pequeñas agrupaciones de árboles rodeadas de pradera, pero nunca dentro de bosques densos. Esta condición posiblemente explique su baja tasa de registro, ya que es una de las especies, aunque generalista, típicas de praderas. Por otra parte, los registros de esta especie se concentraron en los meses de septiembre a febrero (primavera –verano), por lo que es factible que, durante estos meses, el zorro gris busque refugio en bosques y áreas cerradas para protegerse del calor o en búsqueda de agua, favoreciendo su registro. Además, Cravino y Brazeiro (2023) han reportado una variación significativa en el patrón de actividad de esta especie según el ambiente, encontrando un patrón de actividad diurno en bosques, y mayoritariamente nocturno en pastizales.

El lobito de río es una especie de hábitos semiacuáticos y solitarios, cuya dieta se basa casi exclusivamente en peces y no se adentra en el bosque (Quadros y Monteiro-Filho, 2001; Rheingantz et al., 2011; Rheingantz y Trinca, 2015; Cravino, 2014). En este estudio fue registrado sólo en dos de las estaciones de muestreo. El hurón fue registrado solo en dos ocasiones, posiblemente debido a la altura a la que fueron ubicadas las cámaras trampa, su tamaño corporal, sus hábitos de desplazamiento y la baja abundancia que presenta esta especie en general (Helgen y Schiaffini, 2016).

Teniendo en cuenta que el objetivo de este trabajo fue registrar las especies presentes en los bosques nativos, el registro de especies con preferencia por áreas abiertas o con hábitos arborícolas o acuáticos no fue considerado específicamente en el diseño de muestreo. Al examinar el área de estudio y comparar las tres zonas en las que fue subdividida, que a grandes rangos se diferencian en el uso del suelo, las zonas A y B exclusivamente ganaderas y zona C agrícola, se evidenciaron sutiles variaciones tanto en la estructura como

en la composición de la comunidad en cada una de estas áreas. A pesar de un período de muestreo más corto y una mayor expansión agrícola, la zona C fue la única en la que se registraron las ocho especies de mesocarnívoros, lo que también se tradujo en una distribución más equitativa de las abundancias relativas y, por ende, en una mayor diversidad.

Como cierre, los resultados de este capítulo ponen de manifiesto la complejidad de las respuestas de los mesocarnívoros a los distintos tipos de matrices productivas que rodean los bosques nativos en Uruguay. Si bien no se observaron diferencias marcadas en la riqueza específica entre las zonas estudiadas, sí se evidenciaron variaciones en la composición y estructura del ensamble, así como en la tasa se registró de algunas especies, lo que resalta la importancia de considerar no solo el tipo de uso del suelo, sino también la disponibilidad de recursos y las características del paisaje circundante. Este trabajo aporta información valiosa sobre la ecología de especies poco estudiadas, como el margay y el mano pelada, y refuerza la necesidad de continuar investigando para comprender mejor las dinámicas ecológicas en paisajes fragmentados y productivos. En este sentido, futuros estudios con diseños de muestreo más específicos, que contemplen una mayor cobertura temporal y espacial, permitirán profundizar en el conocimiento de las especies menos detectadas y contribuirán a la conservación de la biodiversidad en estos ecosistemas.

CAPÍTULO II. Patrón de actividad de mesocarnívoros presentes en un área agroganadera al noreste de Uruguay

Zorro perro (*Cerdocyon thous*) Autora de la foto: Alexandra Cravino

Resumen

El patrón de actividad de los carnívoros está influenciado por una variedad de factores, tanto intrínsecos como extrínsecos a cada especie. Sin embargo, la información sobre estos patrones en paisajes no protegidos es limitada, lo que plantea interrogantes cruciales para la conservación de estas especies. El objetivo de este capítulo fue describir los patrones de actividad de las especies de mesocarnívoros que habitan en los bosques nativos de una región agroganadera de Uruguay. Para ello, se analizaron filmaciones obtenidas mediante cámaras trampa, empleando estadística circular para caracterizar los patrones diarios de actividad y evaluar el solapamiento temporal entre los carnívoros, así como sus interacciones con humanos, ganado y animales domésticos. Se identificaron diferentes patrones de actividad entre las especies estudiadas: el zorro gris (*Lycalopex gymnocercus*) mostró hábitos diurnos, el zorro perro (*Cerdocyon thous*) fue crepuscular, mientras que el zorrillo (*Conepatus chinga*), el margay (*Leopardus wiedii*) y el gato montés (*Leopardus geoffroyi*) presentaron actividad crepuscular-nocturna, y el mano pelada (*Procyon cancrivorus*) se identificó como una especie estrictamente nocturna. Los cánidos mostraron un solapamiento bajo a intermedio y diferencias significativas en sus patrones de actividad, lo que sugiere una posible complementariedad. Además, se observó una asociación positiva del zorrillo con la luminosidad lunar, y todas las especies registraron una mayor actividad durante las épocas más cálidas. Este estudio proporciona conocimiento de los patrones de actividad de los mesocarnívoros en un entorno agroganadero, destacando la influencia de factores tanto naturales como antrópicos. La identificación de estas dinámicas es fundamental para el desarrollo de estrategias de conservación en paisajes no protegidos, donde las interacciones entre carnívoros, humanos y actividades agroganaderas pueden ser determinantes para la supervivencia de estas especies.

Palabras claves: uso temporal, solapamiento temporal, conservación.

2.1. Introducción

El patrón de actividad es un atributo del comportamiento de una especie, que se corresponde con los ritmos biológicos individuales (Azevedo et al., 2018). En qué momento del día es más conveniente estar activo probablemente dependa de la historia evolutiva de la especie, existiendo un conjunto de restricciones fisiológicas específicas para cada una de ellas (Van Schaik y Griffith, 1996). Otros factores que influyen en el patrón de actividad es la disponibilidad de recursos, la experiencia previa del animal, y la presencia de depredadores y/o competidores (Fernández de Gatta, 2017; Cravino y Brazeiro, 2023), así como también, los disturbios naturales, las perturbaciones humanas, la fragmentación de hábitat, la caza o la densidad de carreteras (Van Dyke et al., 1986; Paviolo et al., 2008; Lewis et al., 2015), entre otros. Las comunidades de carnívoros están fuertemente influenciadas por las interacciones competitivas interespecíficas (Donadio y Buskirk, 2006; Ritchie y Johnson, 2009), por lo que es de esperar que presentan adaptaciones morfológicas y comportamentales que minimicen los riesgos de la competencia (Hunter y Caro, 2008; Steinmetz et al., 2011). La división o segregación temporal es una de las posibles estrategias que promueven la coexistencia entre estas especies (Schoener, 1974; Richards, 2002), ya que permite un uso diferenciado de los recursos y/o diferentes niveles de susceptibilidad a la depredación en relaciones depredador-presa. Esto ocurre, fundamentalmente, entre especies con similitudes ecológicas y morfológicas (Jácomo et al., 2004; Donadio y Buskirk, 2006, Lucherini et al., 2009; Di Bitetti et al., 2010; Gerber et al., 2012; Noor et al., 2017). Por ejemplo, en el Bosque Atlántico del sur de Brasil, el gato tirica (*Leopardus guttulus*) puede ajustar su patrón de actividad para volverse nocturno en ausencia del ocelote (*Leopardus pardalis*), el margay (*Leopardus wiedii*) y el puma (*Puma* concolor) (Oliveira-Santos et al., 2012). Di Bitetti et al. (2009) encontraron que cuando el zorro perro (*Cerdocyon thous*) y el zorro gris (*Lycalopex gymnocercus*) comparten ambiente, el zorro perro mantiene su horario de actividad, siendo principalmente nocturno. En cambio, el zorro gris muestra un patrón que difiere del observado en el área donde se encuentra solo, mostrando un pico de actividad en la madrugada y otro al mediodía (Di Bitetti et al., 2009).

Las actividades humanas también pueden influir en los patrones de actividad de los carnívoros (Ngoprasert et al., 2007; Lewis et al., 2015; Cruz et al., 2018; Cravino y Brazeiro, 2023). En las montañas Taihang de China, el gato leopardo (*Prionailurus bengalensis*), el tejón asiático (*Meles leucurus*) y el tejón cerdo (*Arctonyx collaris*), en

áreas con alta perturbación humana, reducen sus actividades diurnas posiblemente para evitar riesgos, sin aumentar la superposición de actividad con otras especies, lo que sugiere que estos animales pueden utilizar estrategias distintas a la segregación de nichos en la dimensión temporal para coexistir (Chen et al., 2023). En Ruaha-Rungwa, África, los grandes carnívoros emplean estrategias de división a escala fina para coexistir con otras especies y humanos, aunque las presiones humanas crecientes pueden interferir con estos comportamientos (Searle et al., 2021). El oso negro americano (*Ursus americanus*) muestra una actividad vespertina con tendencia a volverse más nocturna en otoño, posiblemente como una adaptación en respuesta a la temporada de caza (Bridges y Noss, 2011).

El acceso a recursos, especialmente a las presas, también determina los ciclos diarios de los carnívoros, ya que sincronizar la actividad con la de las presas puede ser útil para optimizar el tiempo de alimentación y maximizar la ganancia energética (Karanth y Sunquist, 2000; Foster et al., 2013). El jaguar (*Panthera onca*) y el leopardo africano (*Panthera pardus*), aunque son mayoritariamente nocturnos, pueden mostrar picos de actividad diurna en hábitats con alta disponibilidad de presas diurnas (Foster et al., 2013). En Argentina, el gato montés (*Leopardus geoffroyi*) exhibe una gran plasticidad en su horario de actividad, adaptándose a un patrón diurno durante períodos de escasez de alimentos (Pereira et al., 2012). En los bosques templados del suroeste de China, diferentes mesocarnívoros ajustan sus patrones de actividad según la disponibilidad de fuentes de alimento (Bu et al., 2016).

Paralelamente, los ciclos naturales como la fase lunar también han sido relacionados a los patrones de actividad de distintas especies de mamíferos (Di Bitetti et al., 2006; Botts et al., 2020; Cravino y Brazeiro, 2023), obteniendo resultados muy heterogéneos que van desde la ausencia de efecto a una alta influencia en el comportamiento y actividad de los animales (Reppucci, 2012; Prugh y Golden, 2014). Se ha reportado incluso que una misma especie puede presentar distinta respuesta a la intensidad del brillo lunar (Oliveira-Santos et al., 2009; Harmsen et al., 2011; Cruz, 2012). Una noche clara podría favorecer la detectabilidad de las presas y/o de los depredadores (Di Bitetti et al., 2006; Lucherini et al., 2009; Manfredi et al., 2011).

Las cámaras trampa presentan varias ventajas en comparación con otras técnicas para el estudio del patrón de actividad temporal de los mesocarnívoros, ya que permiten estudiar varias especies utilizando un único diseño de muestreo, pudiendo incluso estudiar la

superposición de nichos en especies simpátridas (Fedriani et al., 2000; Maffei et al., 2002; Jácomo et al., 2004; Gómez et al., 2005; Arispe et al., 2008), aplicándolas en una gran variedad de ambientes (Rowcliffe et al., 2014) y además, potencialmente todos los individuos presentes en el área de estudio pueden ser detectados cuando se encuentran en actividad (Reppucci, 2012; Rowcliffe et al., 2014). Por otra parte, determinar patrones de actividad confiables para las especies de vida silvestre es valioso para comprender uno de los ejes principales del nicho ecológico, pero también es muy relevante para el manejo de las especies (Gómez et al., 2005). La mayoría de los estudios realizados sobre el patrón de actividad de los mamíferos carnívoros en América del Sur se han llevado a cabo en áreas protegidas (Gómez et al., 2005; Di Bitetti et al., 2009, 2010; Romero-Muñoz et al., 2010; Hamesen et al., 2011; Porfirio et al., 2016), existiendo poca información disponible en paisajes no protegidos (Scognamillo et al., 2003; Paviolo et al., 2008; Foster et al., 2013; Cravino y Brazeiro, 2023). En este contexto, las preguntas que guían este capítulo son: ¿Cuál es el patrón de actividad de las especies de mesocarnívoros presentes en los bosques nativos de un área agroganadera del noreste del Uruguay? ¿Existe solapamiento o segregación temporal entre las especies de mesocarnívoros que habitan los bosques nativos del área de estudio? ¿Cómo influye la estacionalidad, la intensidad del uso antrópico y la luminosidad lunar en los patrones de actividad?

2.2. Objetivo general

Describir y analizar los patrones de actividad de los mesocarnívoros que habitan en los bosques nativos de una zona agroganadera en el noreste de Uruguay y evaluar qué factores ambientales y antrópicos influyen sobre ellos.

2.3. Objetivos específicos

1. Describir el patrón de actividad diario de cada una de las especies de mesocarnívoros presentes en el área de estudio.

2. Comparar los patrones de actividad en dos épocas del año: otoño-invierno, y primavera-verano.

3. Evaluar el solapamiento en el patrón de actividad entre las especies de mesocarnívoros presentes en el área de estudio.

4. Analizar la influencia de la luminosidad de la luna sobre el patrón de actividad de las especies de mesocarnívoros presentes en el área de estudio.

2.4. Hipótesis

El patrón de actividad de los mesocarnívoros que habitan en una matriz agroganadera del noreste de Uruguay se ve influenciado tanto por la interacción con otras especies de mesocarnívoros, factores ambientales (estacionalidad y luminosidad lunar) como por factores antrópicos (presencia de personas y animales domésticos).

2.5. Predicciones

1. Los mesocarnívoros con mayores similitudes morfológicos y ecológicos (como los félidos y cánidos silvestres), presentarán bajo solapamiento temporal.

2. Las especies que presentan conflicto con el ser humano como los cánidos y félidos tenderán a evitar la interacción directa mediante la reducción de su actividad diurna.

3. Los mesocarnívoros presentarán mayor actividad durante la primavera y el verano, cuando los días más largos aumentan la actividad y sus preses presentan mayor actividad.

4. Los mesocarnívoros que dependen de la caza visual aumente su actividad durante las noches de luna llena debido a la mejor visibilidad.

2.6. Materiales y métodos

2.6.1. Diseño de muestreo y colecta de datos

El área de estudio se dividió en tres zonas (A -ganadera-, B -ganadera- y C -agrícola-) de acuerdo con el diseño de muestreo en la colocación de las cámaras trampas (Figura 2.1). En cada una de las zonas, se diseñó una cuadrícula con cuadrados de 2 km de lado. Cada zona fue muestreada dos veces, totalizando seis eventos de muestreo. Los cuadrados donde efectivamente se instalaron las estaciones de muestreo fueron seleccionados teniendo en cuenta su accesibilidad y el tipo de ambiente, priorizando el ecotono pradera-bosque o dentro de los bosques. En cada estación de muestreo se instaló una cámara trampa Scoutguard Zeroglow-10M, ubicada a unos 50 cm por encima del suelo y programada para grabar vídeos de 20 segundos (Noss et al., 2013), con un intervalo de al menos dos minutos entre vídeos sucesivos. Las estaciones permanecieron activas durante las 24 horas del día por un mínimo de 80 días consecutivos (Di Bitetti et al., 2006; Paviolo et al., 2008). Más detalles se explican en la introducción general.

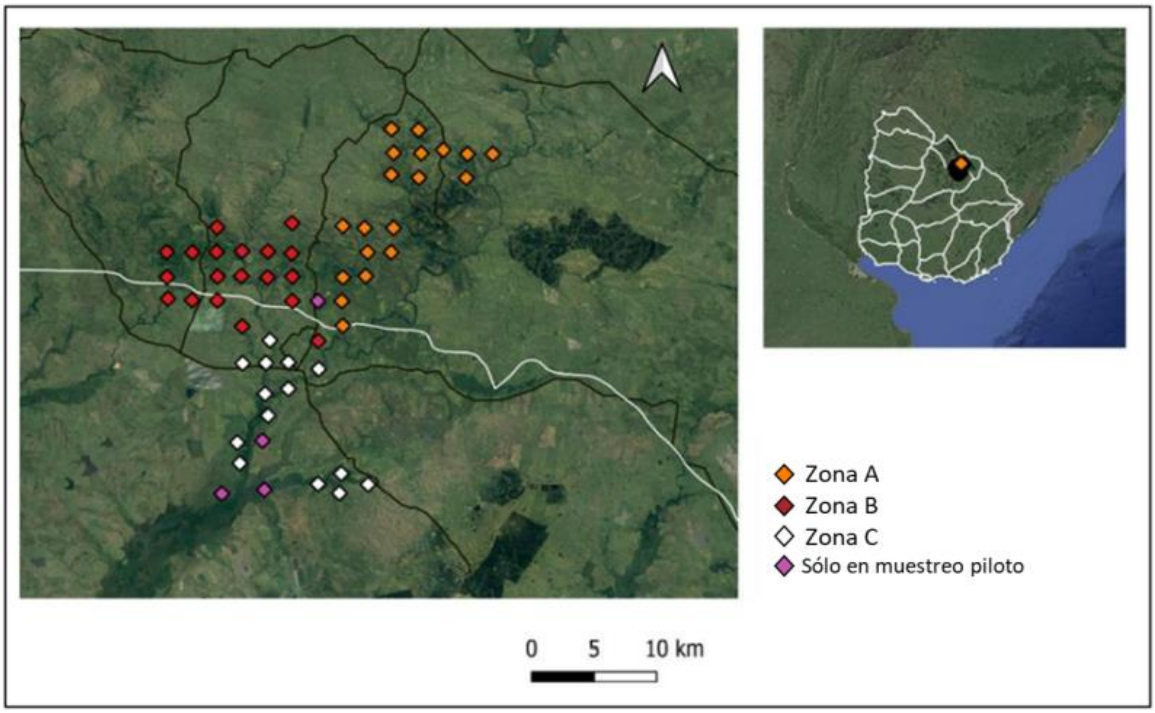

Figura 2.1. Mapa de las estaciones de muestreo instaladas en el área de estudio considerando las zonas A, B y C.

A partir de los registros obtenidos en cada estación de muestreo, se construyó una tabla de datos en la que se incluyó fecha, hora, especie y estación de muestreo para cada registro.

El horario de actividad de las especies se obtuvo a partir de la hora registrada en las filmaciones. A su vez, los registros de múltiples individuos en una misma filmación se consideraron como una sola detección (Linkie y Ridout, 2011; Bu et al., 2016; Azevedo et al., 2018). Se consideraron como registros independientes, aquellos que se obtuvieron con la misma cámara en un lapso igual o mayor a una hora, utilizándose para los análisis sólo la información del primer registro (Lucherini et al., 2009). Debido al elevado número de registros continuos de animales domésticos como vaca (*Bos taurus*), oveja (*Ovis aries*) y caballo (*Equus caballus*), el criterio asumido en este caso para que un registro fuera considerado independiente fue un lapso mayor o igual a 24 horas (Di Bitetti et al., 2020).

2.6.2. Análisis de datos

2.6.2.1. Clasificación de las especies

Teniendo en cuenta la hora reloj cada registro fue clasificado como diurno, nocturno o crepuscular. La categoría crepuscular incluyó los eventos registrados en el amanecer (desde una hora antes hasta una hora después de la salida del sol) o en el anochecer (a partir de una hora antes hasta una hora después de la puesta del sol) (Jácomo et al., 2004; Lucherini et al., 2009; Gerber et al., 2012).

Para determinar si los patrones de actividad de los mesocarnívoros se distribuyeron homogéneamente a lo largo del día o presentaron preferencia por algún período en particular (diurno, crepuscular o nocturno), se calculó el índice (w) de uso y disponibilidad para cada período de tiempo y para cada especie (Manly et al., 2011), según la siguiente ecuación:

$$wi = Oi/\pi i$$

Dónde: Oi es la proporción de detecciones en el período i y πi es la proporción de la longitud del período i.

Si $wi > 1$ indica que el período i es seleccionado más de lo esperado, y si $wi < 1$ indica que se evita este período.

2.6.2.2. Patrón de actividad diario y estacional

Para la representación del patrón de actividad diario, la hora de salida y puesta del sol se

definió utilizando la función *SunTime* del paquete *overlap* para el software libre R 3.5.1 (R Core Team 2018). Esta función convierte un vector de horas "reloj" en las llamadas "horas de sol", determinando las salidas y la puesta de sol en función de las fechas y la ubicación proporcionada (Nouvellet et al., 2012). Además, considerando la fecha de cada registro, estos fueron clasificados en dos épocas: otoño-invierno y primavera-verano, esta agrupación de los datos se realizó teniendo en cuenta las similitudes climáticas entre las estaciones y el número de registros.

El patrón de actividad general y estacional junto al vector medio (μ) (representa la dirección y magnitud promedio de los movimientos de un individuo en un determinado período de tiempo), fue representado gráficamente para cada una de las especies utilizando la función *rose.diag* y *median.circular* del paquete Circular (Agostinelli y Lund, 2017). Las posiciones de la hora solar se muestran con rotación en el sentido de las agujas del reloj de la siguiente manera: 3π/2=Atardecer, 0=Medianoche, π/2=Amanecer y π=Mediodía solar, por lo tanto, la mitad derecha del círculo resultante representa la noche y la mitad izquierda representa el día (Cravino y Brazeiro, 2023). Además, se aplicó la función de densidad de Kernel utilizando la función *kern.den.circ* del paquete *NPCirc* (Oliveira et al., 2014), ambos paquetes para el software libre R 3.5.1 (R Core Team 2018). Para verificar si la actividad diaria de todas las especies de mesocarnívoros y animales domésticos se distribuyó de manera uniforme a lo largo del día, se aplicó la prueba de Rayleigh (Z) y se realizó la prueba de Watson para comprobar si los datos se ajustaban a una distribución de Von Mises, utilizando también el paquete Circular para R (Agostinelli y Lund, 2017; R Core Team, 2018).

2.6.2.3. Comparación de patrón de actividad entre estaciones del año

Se analizó para cada especie la similitud en los horarios de actividad entre las dos épocas (otoño-invierno y primavera-verano), utilizando el coeficiente de solapamiento (Δ) del paquete *overlap* (Meredith y Ridout, 2016), implementado en el software libre R 3.5.1 (R Core Team 2018). En el caso donde la muestra más pequeña presentó más de 75 observaciones, se calculó el coeficiente de solapamiento Dhat 4, de lo contrario, se calculó el coeficiente de solapamiento Dhat 1. Este coeficiente varía entre 0 (sin solapamiento) y 1 (solapamiento total). Se calculó, además, el intervalo de confianza del 95% para cada valor del coeficiente de solapamiento, utilizando *bootstrap* con 10.000 remuestreos (Meredith y Ridout, 2016). La interacción temporal se clasificó como: superposición baja

($\leq 0,5$), moderada ($0,5 < x \leq 0,75$) o alta ($> 0,75$) (Monterroso et al., 2014). Con el propósito de determinar si existían diferencias significativas en el patrón de actividad entre las categorías otoño-invierno y primavera-verano, se empleó el test de Mardia-Watson-Wheleer (Batschelet, 1981), este test es una extensión del test de Watson-Williams y está diseñado para comparar distribuciones circulares completas, no solo sus vectores medios, para este se utilizó el software libre R 3.5.1 (R Core Team, 2018).

2.6.2.4. Solapamiento temporal entre especies

El solapamiento temporal entre las especies de carnívoros se analizó inicialmente sin diferenciar entre las estaciones del año, para luego examinarlo específicamente en cada estación (primavera-verano y otoño-invierno). Además, se evaluó el solapamiento temporal entre las distintas especies de carnívoros y los registros de ganado, perros y seres humanos. Estos análisis se cuantificaron utilizando el coeficiente de solapamiento (Δ) del paquete *overlap* (Meredith y Ridout, 2016), implementado en el software libre R 3.5.1 (R Core Team, 2018). Se mantienen los criterios mencionados previamente para la comparación de patrón de actividad entre estaciones del año.

2.6.2.5. Luminosidad lunar

Para las especies crepusculares y nocturnas se analizó la relación entre el patrón de actividad nocturna y el porcentaje de luminosidad lunar. Para realizar estos análisis se tuvieron en cuenta únicamente los registros obtenidos en horas de la noche (Oliveira-Santos et al., 2009). Los datos del porcentaje de la luminosidad lunares para cada día se obtuvieron del almanaque del Banco de Seguro del Estado de los años 2015, 2016 y 2017 (https://www.bse.com.uy/inicio/almanaques). Estos se agruparon en 5 categorías 0%, 1 – 25%, 26 – 50%, 51 – 75% y 76 – 100%. Luego, para cada especie de mesocarnívoros se calculó el índice de actividad para cada categoría (frecuencia de capturas en cada categoría dividido por el esfuerzo de muestreo para cada categoría, multiplicado por 100) (Harmsen et al., 2011). Por último, para evaluar la relación entre el porcentaje de luminosidad lunar y la actividad nocturna de cada especie se realizó un ANOVA en el programa estadístico Past (Hammer, 2001). En caso de encontrar que el porcentaje de luminosidad tiene un efecto en el patrón de actividad nocturna de alguna especie se realizara test de Mann-Whitney para evaluar que categorías presentan diferencias estadísticamente significativas.

2.7. Resultados

Desde octubre de 2015 a diciembre de 2017, tras un total de 8.293 días-trampa, se obtuvieron 780 registros independientes de ocho especies de carnívoros y 3.040 registros independientes representativos de la actividad humana, como ser ganado bovino (n = 2.141), ovinos (n = 637), equinos (n=181), perros domésticos (n = 55), y presencia de seres humanos (n = 26). Debido a los pocos registros del hurón (especie para la que sólo se obtuvieron cuatro registros independientes) y a que el lobito de río fue registrado sólo en dos estaciones de muestreo, estas dos especies fueron excluidas del análisis.

2.7.1. Clasificación y patrón de actividad diario de cada especie

La distribución de los registros de las seis especies de carnívoros analizadas durante cada uno de los períodos del día (diurno, nocturno o crepuscular), se encuentran representadas en la Figura 2.2.

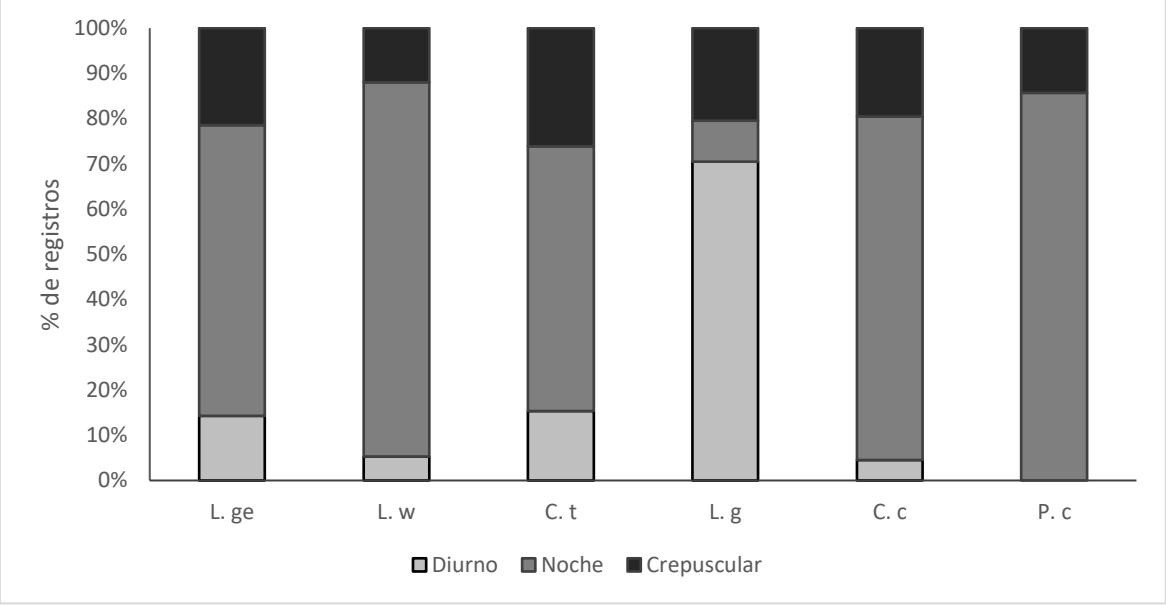

Figura 2.2. Porcentaje de registros en los tres períodos en los que se dividió el día (diurno, noche y crepúsculo), de las seis especies de carnívoros consideradas para este análisis. L.ge = Leopardus geoffroyi, L.w = Leopardus wiedii, C.t = Cerdocyon thous, L.g = Lycalopex gymnocercus, C.c = Conepatus chinga, P.c = Procyon cancrivorus.

Cada especie presentó preferencias por al menos un período en el que se dividió el día, diurno, crepuscular y nocturno (Tabla 2.1).

Tabla 2.1. Períodos de actividad seleccionados por cada una de las seis especies de carnívoros analizadas. N(w): Número de registros independientes e índice de uso y disponibilidad para cada uno de los períodos (diurno, crepuscular y nocturno), se marcan en negrita los períodos seleccionados por la especie.

	Diurno (w)	Crepuscular (w)	Nocturno (w)
Leopardus geoffroyi	18 (0,28)	27 (**2,4**)	81 (**1,55**)
Leopardus wiedii	4 (0,10)	9 (**1,42**)	62 (**1,97**)
Cerdocyon thous	27 (0,18)	45 (**1,51**)	104 (0,67)
Lycalopex gymnocercus	31 (**1,33**)	9 (**2,2**)	4 (0,24)
Conepatus chinga	12 (0,09)	52 (**2,3**)	202 (**1,82**)
Procyon cancrivorus	0	6 (0,67)	43 (**1,07)**

Teniendo en cuenta el índice de uso y disponibilidad (w), es decir, la preferencia por algún período en el que se dividió el día (diurno, crepuscular y nocturno), las especies fueron agrupadas en 4 categorías:

2.7.1.1. Diurno-crepuscular

El zorro gris, de acuerdo con el índice de uso y disponibilidad (w), seleccionó el período crepuscular (w = 2,2) y el diurno (w = 1,33) (Tabla 2.1). Además, exhibió un pico de mayor actividad cercano al amanecer y otro cercano al atardecer, disminuyendo su actividad durante el mediodía solar y próximo a la medianoche. De esta especie solo se obtuvieron 5 registros en otoño-invierno por lo que no se analizó la estacionalidad en su patrón de actividad (Figura 2.3).

2.7.1.2. Crepuscular

Dentro de esta categoría se ubicó el zorro perro, que presentó una preferencia por las horas crepusculares (w = 1,51) (Tabla 2.1.). En la Figura 2.3 se puede observar que esta especie está activa todo el día, con períodos de mayor actividad al atardecer y anochecer.

2.7.1.3. Crepuscular-nocturno

Esta categoría fue la más representada. con tres especies: zorrillo, margay y gato montés. De acuerdo con el índice de uso y disponibilidad (w), seleccionaron los períodos del crepúsculo (w = 2,3, 1,42 y 2,4. respectivamente) y de la noche (w = 1,82. 1,97 y 1,55, respectivamente) (Tabla 2.1). Las tres especies concentraron su actividad principalmente durante períodos de noche hasta el amanecer (Figura 2.3).

2.7.1.4. Nocturno

El mano pelada fue el único carnívoro clasificado como nocturno, sin registros diurnos. Fue detectado más de lo esperado por azar durante las horas de la noche (w = 1,07), con actividad marcada en períodos de la noche (Figura 2.3).

La figura 2.3 y 2.4 representan el patrón de actividad de las especies de mesocarnívoros y animales domésticos respectivamente.

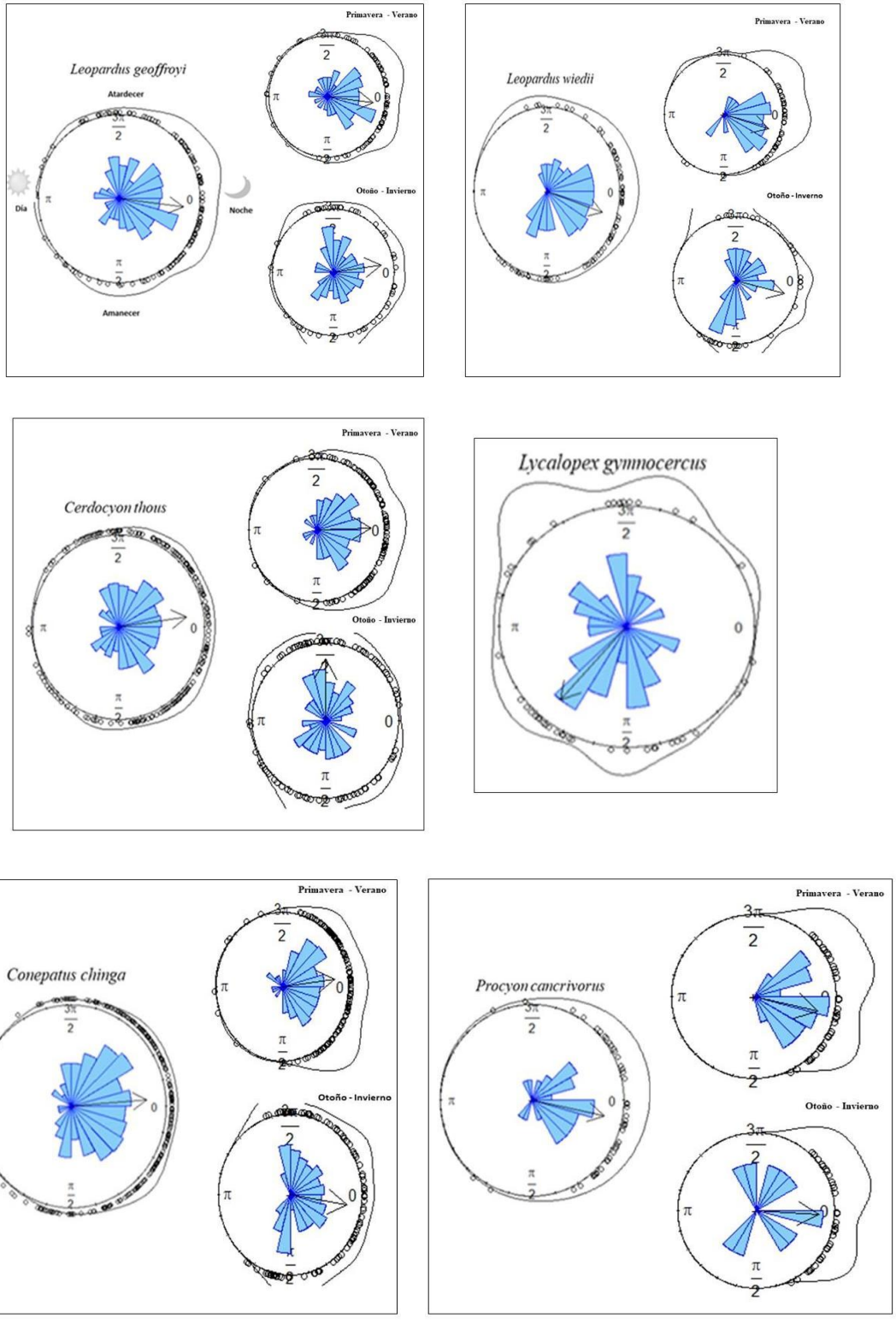

Figura 2.3. Patrón de actividad (representado de color azul) general y estacional junto con el vector medio de cada especie de carnívoro con más de 10 registros en cada época del año. Los círculos menores sobre el margen del gráfico de cada especie representan la densidad de Kernel. Las posiciones de la hora solar se muestran con rotación en el sentido de las agujas del reloj de la siguiente manera $3\pi/2$=Atardecer, 0=Medianoche, $\pi/2$=Amanecer y π=Mediodía solar; la mitad derecha del círculo representa la noche y la mitad izquierda representa el día (las referencias gráficas se muestran en el primer gráfico circular).

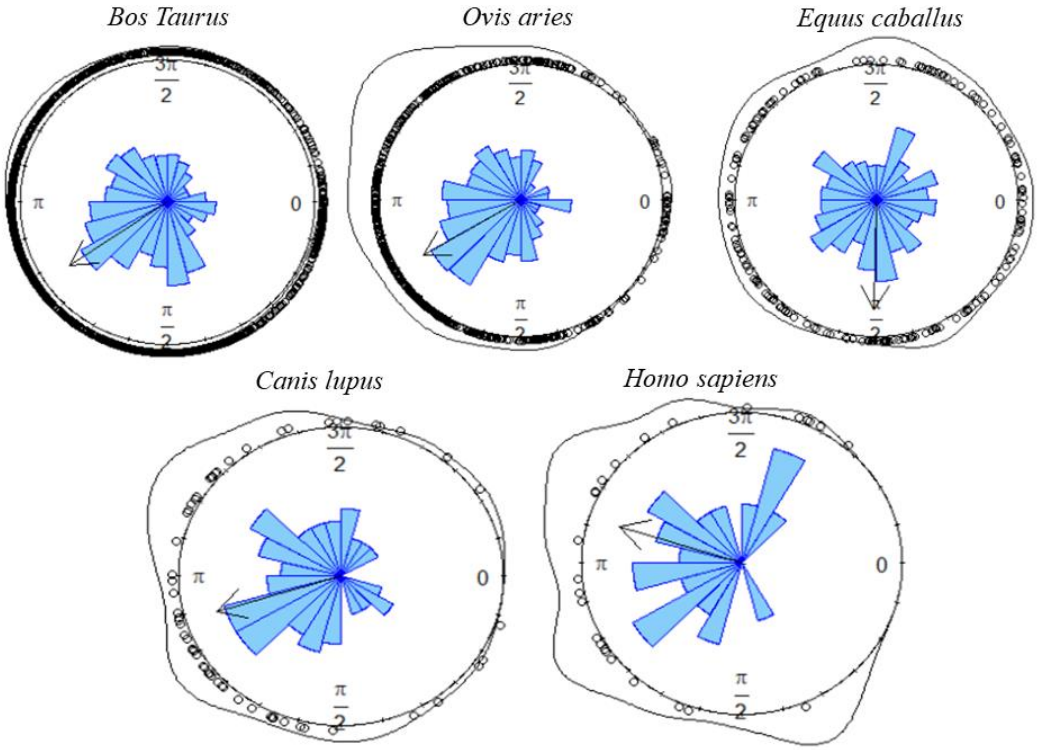

Figura 2.4. Patrón de actividad por hora (representado de color azul) y vector medio de actividad de cada una de las especies asociadas a la actividad humana registradas. A. vaca (*Bos taurus*). B. oveja (*Ovis aries*). C. ser humano (*Homo sapiens*). D. perros domésticos (*Canis lupus*) y E. caballos (*Equus caballus*). en un área agroganadera al noreste de Uruguay. Los círculos menores sobre el margen del gráfico de cada especie representan la densidad de Kernel. Las posiciones de la hora solarse muestran con rotación en el sentido de las agujas del reloj de la siguiente manera 3π/2=Atardecer. 0=Medianoche. π/2=Amanecer y π=Mediodía solar; la mitad derecha del círculo representa la noche y la mitad izquierda representa el día.

2.7.2. Comparación de patrón de actividad entre estaciones del año

Todas las especies de carnívoros presentaron un mayor número de registros durante la época más cálida del año (primavera-verano) (Tabla 2.2). En el caso del zorro gris, no fue posible realizar comparaciones debido al escaso número de registros en otoño- invierno (n = 5). Al analizar los índices de solapamiento de las cinco especies restantes, cuatro mostraron un solapamiento moderado entre estaciones, mientras que el margay presentó un bajo índice de solapamiento temporal entre ambas estaciones, con diferencias estadísticamente significativas (Tabla 2.2).

Tabla 2.2. Coeficientes de solapamiento (Δ), con sus intervalos de confianza del 95%, de cada especie en las dos épocas del año analizadas (otoño-invierno, O-1 con primavera-verano, P-V). Se indica el número de registros entre paréntesis, junto con los resultados de la prueba de Mardia-WatsonWheleer (W) (valores con * indican diferencias significativas).

	Δ (± IC 95%)	W	P
L. geoffroyi O-I (46)- *L. geoffroyi* P-V (80)	0.69 (0.50 - 0.79)	0.967	0.616
L. wiedii O-I (32)- *L. wiedii* P-V (43)	0.45 (0.18 - 0.53)	8.877	0.012*
C. thous O-I (82) - *C. thous* P-V (94)	0.56 (0.42 - 0.65)	3.407	0.182
C. chinga O-I (105) - *C. chinga* P-V (161)	0.66 (0.52 - 0.70)	2.043	0.36
P. cancrivorus O-I (11) - *P. cancrivorus* P-V (38)	0.53(0.24 - 0.77)	1.947	0.378

2.7.3. Solapamiento temporal entre especies

Al considerar los registros sin diferenciar la época del año, el mayor solapamiento (mayor a 0,78) de horarios de actividad se dio entre el gato montés y las otras cuatro especies: zorro perro, mano pelada, zorrillo y margay (Tabla 2.3). Por otro lado, el zorro gris mostró diferencias significativas en sus patrones de actividad con respecto a todas las demás especies de carnívoros, con valores de Δ oscilando entre 0,34 y 0,6 (Tabla 2.3). El mano pelada y el zorro perro presentaron un solapamiento moderado y diferencias estadísticamente significativas (Tabla 2.3). Por su parte, el zorrillo presentó un solapamiento alto con diferencias estadísticamente significativas con el mano pelada y el zorro perro (Tabla 2.3).

Tabla 2.3 Coeficientes de solapamiento (Δ), con sus intervalos de confianza del 95%, ordenados de menor a mayor para cada uno de los pares de especies de carnívoros identificados en el área de estudio. Se indica el número de registros entre paréntesis, junto con los resultados de la prueba de Mardia-WatsonWheleer (W) (valores con * indican diferencias significativas).

	Δ (± IC 95%)	W	P
L. gymnocercus (44) - *P cancrivorus* (49)	0,34 (0,10 - 0,39)	55,884	< 0,001*
L. gymnocercus (44) - *C. chinga* (266)	0,46 (0,30 - 0,54)	68,281	< 0,001*
L. wiedii (76) -*L. gymnocercus* (44)	0,52 (0,35 - 0,63)	57,444	< 0,001*
L. geoffroyi (126) - *L. gymnocercus* (44)	0,55 (0,39 -0,66)	50,175	< 0,001*
L. gymnocercus (44) - *C. thous* (176)	0,60 (0,45 - 0.71)	51,018	< 0,001*
P cancrivorus(49) - *C. thous* (176)	0,68 (0,54 - 0,79)	14,655	< 0,001*
L. wiedii (76) - *C. thous* (176)	0,74 (0,61 - 0,82)	14,077	< 0,001*
L. geoffroyi (126) - *P cancrivorus* (49)	0,78 (0,65- 0,89)	6,006	0,05
P cancrivorus(49) - *C. chinga* (266)	0,79 (0,66 - 0,89)	6,422	0,04*
L. wiedii (76) - *P cancrivorus* (49)	0,80 (0,68 - 0,90)	0,849	0,654
L. wiedii (76) - *C. chinga* (266)	0,80 (0,70 - 0,88)	4,717	0,095
L. geoffroyi (126) - *L. wiedii* (76)	0,83 (0,75 - 0,94)	3,361	0,186
C. thous (176) - *C. chinga* (266)	0,85 (0,78 - 0,91)	9,635	< 0,001*
L. geoffroyi (126) - *C. thous* (176)	0,87 (0,80 - 0,96)	2,48	0,289
L. geoffroyi (126) - *C. chinga* (266)	0,87 (0,81 - 0,95)	3,529	0,171

Tabla 2.4 Coeficientes de solapamiento (Δ), con sus intervalos de confianza del 95%, para cada uno de los pares de especies de carnívoros identificados en el área de estudio en cada una de las épocas del año, otoño-invierno, y primavera-verano. Se indica el número de registros entre paréntesis, junto con los resultados de la prueba de Mardia-WatsonWheleer (W) (valores con * indican diferencias significativas).

	Otoño - Invierno			Primavera – Verano		
	Δ (± IC 95%)	W	p	Δ (± IC 95%)	W	p
L. geoffroyi (46/80) vs *P. cancrivorus* (11/38)	0,84 (0,77 - 1,16)	1,48	0,477	0,76 (0,65 - 0,89)	4,156	0,125
L. geoffroyi (46/80) vs *C. thous* (82/94)	0,85 (0,81 - 1,03)	1,46	0,481	0,91 (0,87 - 1,03)	0,994	0,608
L, geoffroyi (46/80) vs *L, wiedii* (32/44)	0,75 (0,62 - 0,94)	1,32	0,516	0,77 (0,66 - 0,90)	4,604	0,1
L. geoffroyi (46/80) vs *C. chinga* (105/161)	0,85 (0,78 - 1,0)	3,19	0,202	0,85 (0,78 - 0,95)	3,309	0,191
L. geoffroyi (46/80) vs *L. gymnocercus* (5/39)	-	-	-	0,49 (0,28 - 0,57)	39,237	3,02E-09 *
P. cancrivorus (11/38) vs *C. thous* (82/94)	0,75 (0,63 - 1,05)	2,76	0,251	0,75 (0,64 - 0,89)	8,818	0,012*
P. cancrivorus (11/38) vs *L. wiedii* (32/44)	0,70 (0,57 - 1,00)	1,39	0,498	0,90 (0,86 - 1,08)	0,097	0,953
P. cancrivorus (11/38) vs *C. chinga* (105/161)	0,84 (0,81 - 1,2)	1,01	0,603	0,76 (0,62 - 0,88)	9,607	0,008*
P. cancrivorus (11/38) vs *L. gymnocercus* (5/39)	-	-	-	0,27 (0,04 - 0,32)	47,408	5,08E-11*
C. thous (82/94) vs *L. wiedii* (32/44)	0,67 (0,52 - 0,82)	4,69	0,09	0,74 (0,60 - 0,85)	9,737	0,008*
C. thous (82/94) vs *C. chinga* (105/161)	0,77 (0,68 - 0,89)	12,8	0,002*	0,90 (0,86 - 1,01)	1,638	0,441
C. thous (89/94) *vs L. gymnocercus* (5/39)	-	-	-	0,45 (0,28 - 0,56)	46,711	7,19E-11*
L. wiedii (32/44) vs *C. chinga* (105/161)	0,80 (0,69 - 0,98)	1,23	0,538	0,71 (0,55 - 0,80)	12,166	0,002*
L. wiedii (32/44) vs *L. gymnocercus* (5/39)	-	-	-	0,34 (0,11 - 0,41)	41,483	9,82E-10*
C. chinga (105/161) vs *L. gymnocercus* (5/39)	-	-	-	0,39 (0,20 - 0,45)	55,439	< 1E-12*

El solapamiento en los horarios de actividad entre el ganado, el perro doméstico y el ser humano presentó valores menores a 0,69 con la mayoría de los mesocarnivoros, y fueron, en su inmensa mayoría, estadísticamente significativos. En cambio, el zorro gris mostró coeficientes de solapamiento que oscilaron entre 0,67 a 0,82 (Tabla 2.5).

Tabla 2.5. Pares de especies carnívoros – animales domésticos, carnívoros - ser humano. Coeficientes de solapamiento (Δ) con sus intervalos de confianza del 95% junto con los resultados de la prueba de Mardia-WatsonWheleer (W) (valores con * indican diferencias significativas).

		Δ (± IC 95%)	W	P
L. geoffroyi	*Bos taurus*	0,47 (0,35-0,50)	133,83	<0,001*
	Ovis aries	0,41 (0,31-0,45)	1,54	<0,001*
	Canis lupus	0,44 (0,29-0,51)	59,40	<0,001*
	Equus caballus	0,64 (0,51-0,70	40,41	<0,001*
	Homo sapiens	0,46 (0,27 -0,55)	31,02	<0,001*
L, wiedii	*Bos taurus*	0,46 (0,34 - 0,50)	82,69	<0,001*
	Ovis aries	0,39 (0,31-0,46)	110,87	<0,001*
	Canis lupus	0,4 (0,27 -0,50)	61,70	<0,001*
	Equus caballus	0,62 (0,50-0,70)	33,07	<0,001*
	Homo sapiens	0,35 (0,14 -0,43)	39,70	<0,001*
C. thous	*Bos taurus*	0,52 (0,42-0,55)	161,54	<0,001*
	Ovis aries	0,45 (0,33-0,55)	188,64	<0,001*
	Canis lupus	0,47 (0,31-0,53)	56,65	<0,001*
	Equus caballus	0.69 (0,58-0,75)	36,06	<0,001*
	Homo sapiens	0,5 (0,32-0,62)	29,18	<0,001*
L. gymnocercus	*Bos taurus*	0,82 (0,74-0,94)	5,19	0,074
	Ovis aries	0,75 (0,66-0,88)	13,87	<0,001*
	Canis lupus	0,76 (0,65-0,92)	9,60	<0,001*
	Equus caballus	0,8 (0,69-0,92)	2,40	0,3036
	Homo sapiens	0,67 (0,52-0,86)	7,80	0,0200*
C. chinga	*Bos taurus*	0,4 (0,32-0,41)	341,10	<0,001*
	Ovis aries	0,33 (0,27-0,36)	368,40	<0,001*
	Canis lupus	0,35 (0,22-0,42)	82,39	<0,001*
	Equus caballus	0,58 (0,48-0,63)	78,11	<0,001*
	Homo sapiens	0,38 (0,21-0,49)	42,24	<0,001*
P, cancrivorus	*Bos taurus*	0,3 (0,13-0,31)	80,55	<0,001*
	Ovis aries	0,24 (0,08-0,25)	87,19	<0,001*
	Canis lupus	0,26 (0,06-0,30)	61,61	<0,001*
	Equus caballus	0,47 (0,30-0,51)	51,03	<0,001*
	Homo sapiens	0,25 (0,04-0,33)	45,10	<0,001*

2.7.4. Luminosidad lunar

El número de registros nocturnos por especie fueron los siguientes, 42 (85%) para el mano pelada, 62 (82%) para el margay, 202 (76%) para el zorrillo, 81 (64%) para el gato montés y 103 (58%) para el zorro perro. El índice de actividad para cada especie con actividad nocturna en relación con las cinco categorías de luminosidad lunar se puede observar en la Figura 2.5.

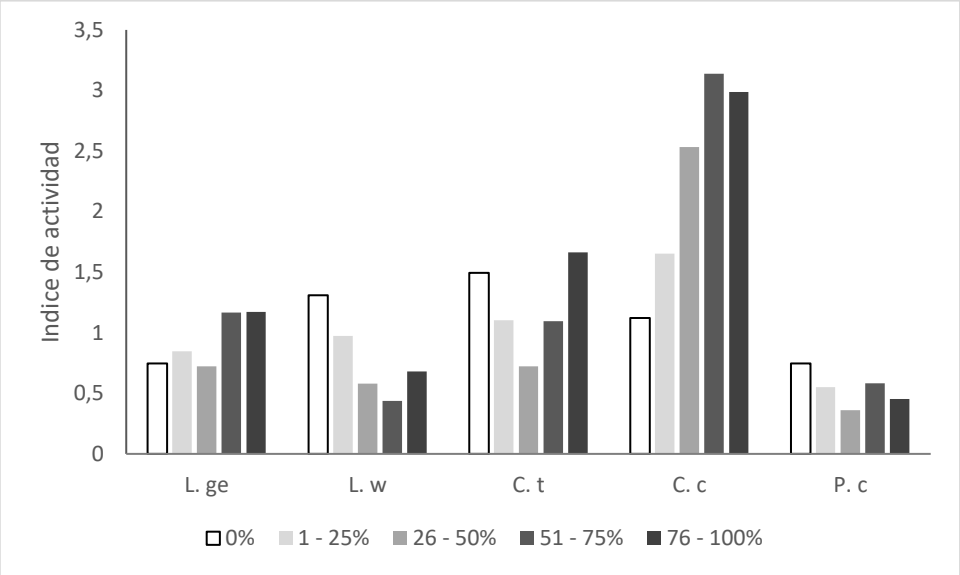

Figura 2.5. Actividad nocturna de cinco especies de mesocarnivoros analizadas de acuerdo al porcentaje de luminosidad lunar. L.ge = *Leopardus geoffroyi*, L.w = *Leopardus wiedii*, C.t = *Cerdocyon thous*, C.c = *Conepatus chinga*, P.c = *Procyon cancrivorus*.

Al analizar el patrón de actividad nocturna con respecto a las cinco categorías de luminosidad lunar el patrón de actividad del zorrillo fue el único que presentó diferencias significativas en el ANOVA realizado (F = 2,979; p valor = 0,018). Al analizar la homogeneidad de varianza y normalidad de los residuos de estos datos, se observa que los residuos no cumplen los supuestos de homogeneidad de varianza y normalidad test de Levene (p valor < 0.05), test de Shapiro-Wilk (W = 0,6643, p valor < 0,05). Asimismo, al comparar el patrón de actividad entre categorías para el zorrillo, a través del test de Mann Whitney, se encontró que las categorías de menor luminosidad presentaron diferencias estadísticamente significativas con las categorías de luminosidad más altas (Tabla 2.6 y la Figura 2.10).

Tabla 2.6. Resultados de la prueba de Mann-Whitney (U) (valores con * indican diferencias significativas), donde se compara el patrón de actividad del zorrillo entre las distintas categorías de luminosidad lunar determinadas.

% de luminosidad	U	p valor
0 % vs 1 - 25%	3401	0,3785
0 % vs 26 - 50%	2096	0,233
0 % vs 51 - 75%	1960	0,0457*
0 % vs 76 - 100%	3695	0,045*
1 - 25% % vs 26 - 50%	10043	0,47
1 - 25% % vs 51 - 75%	9528,5	0,048*
1 - 25% % vs 76 - 100%	17862	0,0293*
26 - 50% % vs 51 - 75%	6309	0,285
26 - 50% % vs 76 - 100%	11835	0,274
51 - 75% vs 76 - 100%	12710	0,949

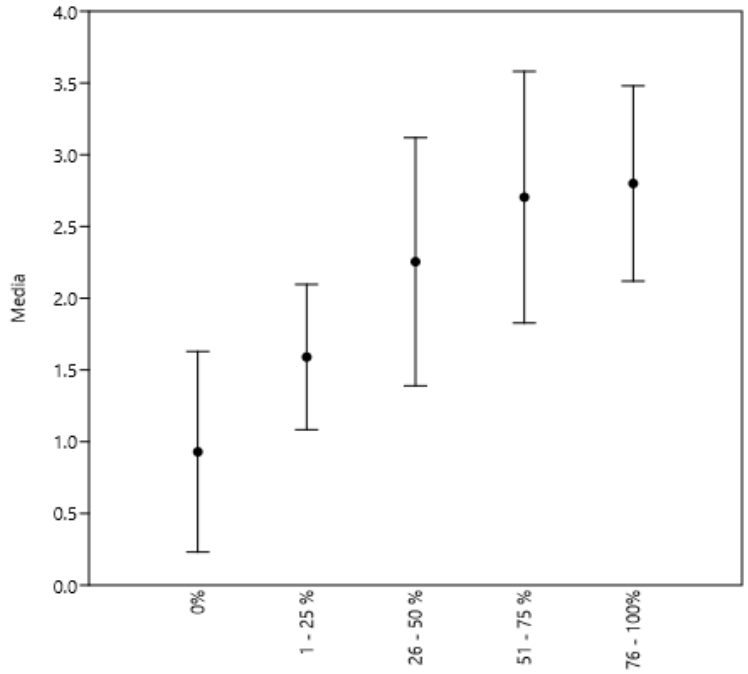

Figura 2.6. Representación gráfica de la media de los datos junto con su variabilidad para cada una de las categorías de luminosidad lunar para *Conepatus chinga*.

.

2.8. Discusión

Este estudio es uno de los pocos en el país que analiza de manera integral como la hora del día, solapamiento temporal, presencia de humanos y animales domésticos, estacionalidad y luminosidad lunar, modulan los patrones de actividad de los mesocarnívoros presentes en el área de estudio.

Los resultados muestran un gradiente temporal en la actividad de los mesocarnívoros analizados, desde especies crepusculares diurnas hasta especies estrictamente nocturnas, con el mano pelada y el zorro gris en ambos extremos. El mano pelada fue la única especie estrictamente nocturna, en línea con estudios previos (Gómez et al., 2005; Bianchi et al., 2016; Flores, 2022; Cravino y Brazeiro, 2023). En contraste, el zorro gris se comportó como una especie diurna-crepuscular, similar a lo reportado en Bolivia (Maffei et al., 2007), Argentina (Di Bitetti et al., 2009) y Paraguay (Lucherini y Luengo, 2008). Su flexibilidad horaria ha sido documentada en otras regiones, donde presenta actividad nocturna o catameral (Vieira y Port, 2007; Albanesi et al., 2016). En Uruguay, su actividad diurna ha sido observada en bosques (Cravino y Brazeiro, 2023) y en Argentina en áreas de baja actividad humana (Luengos, 2009), y posiblemente como una estrategia para evitar la competencia con otros zorros (Di Bitetti et al., 2009).

Siguiendo la línea de las predicciones propuestas en este capítulo, en el caso del zorro perro y el zorro gris dos especies con similitudes ecológicas y morfológicas, se observó un solapamiento intermedio en el análisis general, pero bajo cuando se consideró únicamente la primavera-verano, lo que concuerda con estudios en la región (Turcatti, 2021). Además, se ha sugerido que el zorro gris ajusta su actividad cuando coexiste con el zorro perro (Di Bitetti et al., 2009), aunque estudios más recientes indican que esta relación no es tan clara (Di Bitetti et al., 2022). Para evaluar mejor este patrón, sería necesario analizar su actividad en los pastizales aledaños, ya que el zorro gris muestra preferencia por ambientes abiertos (Reis et al., 2006; Maffei et al., 2007; Vieira y Port, 2007). Por otro lado, los dos félidos estudiados presentaron un alto solapamiento temporal, lo que sugiere una interacción significativa en sus horarios de actividad. Sin embargo, el margay mostró hábitos más nocturnos que el gato montés, en coincidencia con estudios en Argentina y Ecuador (Di Bitetti et al., 2010; Vanderhoff et al., 2011; Cruz et al., 2018). A pesar de sus similitudes en tamaño corporal, la segregación espacial podría ser más relevante que la segregación temporal para facilitar su coexistencia, ya que el gato montés es principalmente terrestre, mientras que el margay es más arborícola (Oliveira, 1998; Sunquist y Sunquist, 2002). Además, los índices de solapamiento moderados entre el mano pelada, el zorro perro, especies con tamaños similares, podría sugerir que estas especies compiten por algún recurso, presentar una interacción negativa o que simplemente utilizan distintos momentos del día, lo que sería interesante continuar profundizando.

Por otra parte, el zorro gris, la única especie con actividad diurna-crepuscular marcada, presentó un alto solapamiento con la actividad humana. Esto podría indicar cierta tolerancia o la necesidad de acceder a recursos diurnos, a pesar de los posibles conflictos con productores locales. En contraste, las demás especies de mesocarnívoros evitaron los horarios de mayor presencia humana y de animales domésticos, lo que podría sugerir una estrategia de evasión o un uso diferenciado del espacio (Gaynor et al., 2018).

El análisis estacional reveló como se predecía que todas las especies fueron más activas en la época cálida, aunque solo el margay mostró una significancia estadística en su patrón de actividad entre estaciones. Esto podría estar relacionado con la disponibilidad de presas, aunque se requieren estudios más detallados para comprender mejor su ecología temporal.

La influencia de la luminosidad lunar en la actividad de los carnívoros ha mostrado resultados variables. Una mayor iluminación nocturna puede facilitar la caza al mejorar la visibilidad, pero también aumentar el riesgo de depredación (Di Bitetti et al., 2006; Lucherini et al., 2009; Manfredi et al., 2011; Cravino y Brazeiro, 2023). Mientras algunos estudios no encontraron un efecto claro de la luz lunar sobre la actividad de félidos y cánidos neotropicales (Di Bitetti et al., 2006; Lucherini et al., 2009; Harmsen et al., 2011; Albanesi et al., 2016), otros han reportado que ciertas especies, como el gato montés, reducen su actividad en noches más brillantes en hábitats abiertos con mayor disturbio humano (Manfredi et al., 2011). En contraste, el zorro perro ha mostrado respuestas diferentes según el ambiente: en bosques, presenta un comportamiento lunafílico, mientras que en áreas abiertas se comporta como lunafóbico (Cravino y Brazeiro, 2023). En este estudio, el único mesocarnívoro cuya actividad aumentó con la luminosidad lunar fue el zorrillo, lo que indica una respuesta particular de esta especie a la luz nocturna.

En conjunto, estos resultados evidencian la compleja interacción entre factores ecológicos y antropogénicos en la modulación de los patrones de actividad de los mesocarnívoros en el noreste de Uruguay. Para comprender mejor estas dinámicas, sería necesario realizar estudios adicionales que analicen en mayor profundidad los mecanismos detrás de estos patrones y su variabilidad en distintos ambientes.

CAPÍTULO III. Patrón espacial de los mesocarnívoros que habitan un área agroganadera al noreste de Uruguay.

Mano pelada (*Procyon cancrivorus*) Autora de la foto: Alexandra Cravino

Resumen

En paisajes agroganaderos, la fragmentación del hábitat y las prácticas de uso del suelo pueden alterar la distribución y las interacciones entre especies silvestres. Comprender qué variables ambientales influyen en la probabilidad de ocupación y detección de mesocarnívoros permite identificar los factores que favorecen su persistencia o declive en entornos antropizados, lo cual es crucial para el diseño de estrategias de conservación y manejo del paisaje. El objetivo del presente capítulo fue describir el patrón de distribución espacial de las especies de mesocarnívoros que habitan los bosques nativos en un área agroganadera en el noreste del Uruguay y evaluar si la misma se asocia a factores asociados a la estructura vegetal, al paisaje, la actividad antrópica y el uso del suelo. Para ello, se ajustaron modelos de ocupación de única estación y única especie para cada una de las especies registradas. Se consideraron los efectos de tres variables para la probabilidad de detección y once variables para la probabilidad de ocupación. La probabilidad de detección y ocupación de estas especies fueron influenciadas por siete variables: días transcurridos desde la presencia de investigador (gato montés (*Leopardus geoffroyi*), zorro gris (*Lycalopex gymnocercus*), zorro perro (*Cerdocyon thous*) y zorrillo (*Conepatus chinga*), la época reproductiva (zorrillo (*Conepatus chinga*), presencia de perros domésticos (margay (*Leopardus wiedii*)), variables del factor de estructura de la vegetación (margay) y porcentaje de cobertura de bosque (zorro gris y zorrillo), porcentaje de cobertura de humedal (mano pelada). El mano pelada y el zorro perro, especies que presentan tamaños corporales muy similares, presentaron una asociación espacial negativa. Los resultados proporcionan información sobre la ecología y la interacción espacial de los mesocarnívoros en un entorno agroganadero en Uruguay.

Palabras claves: Ocupación, solapamiento espacial, conservación.

3.1. Introducción

Las especies silvestres seleccionan su hábitat en función de atributos ecológicos que maximizan su supervivencia y éxito reproductivo, como la disponibilidad de refugio, alimento o sitios de reproducción. Estas preferencias de hábitat intrínsecas están modeladas evolutivamente y reflejan adaptaciones específicas al nicho ecológico de cada especie (Manly et al., 2002; Morris, 2003). Sin embargo, estas elecciones no ocurren en un vacío, sino dentro de un paisaje frecuentemente alterado por la acción humana. La intervención humana, particularmente a través de la expansión agrícola, forestal y ganadera, ha transformado extensamente los paisajes naturales, generando fragmentación, pérdida de hábitat y la creación de matrices dominadas por el uso humano (Benítez-López et al., 2019). Esta reconfiguración puede forzar a muchas especies a ajustar sus patrones de uso del espacio, mostrando respuestas plásticas que van desde el desplazamiento hacia hábitats marginales hasta el uso activo de la matriz productiva (Srbek-Araujo et al., 2017). A pesar de que algunas especies exhiben cierto grado de tolerancia a la coexistencia con el ser humano (McKinney, 2002; Pereira et al., 2012; Bouyer et al., 2015; Castillo et al., 2008, 2019), habitando ambientes agrícolas o semiurbanos con niveles medios de modificación, tienden a evitar paisajes altamente transformados (Zúñiga et al., 2009; Pereira et al., 2012; Bouyer et al., 2015). Además, las decisiones de selección de hábitat se ven condicionadas también por la presencia de otras especies con requerimientos similares, lo que introduce una dimensión biológica adicional: las interacciones interespecíficas. Procesos como la competencia, la exclusión espacial o la facilitación pueden alterar los patrones de ocupación esperados según las preferencias individuales de cada especie (Palomares y Caro, 1999; Rota et al., 2016). Por ejemplo, una especie subordinada puede evitar hábitats de alta calidad si estos son dominados por un competidor, o puede beneficiarse indirectamente de su presencia si esta reduce la presión de depredadores o facilita el acceso a recursos (Prugh y Sivy, 2020). Así, la distribución observada en paisajes humanizados surge de una interacción compleja entre las preferencias ecológicas, las modificaciones antrópicas y las interacciones entre especies.

En este contexto, los mesocarnívoros, cumplen funciones ecológicas clave al regular poblaciones de presas, competir entre sí por recursos y, en algunos casos, actuar como dispersores de semillas (Roemer et al., 2009; Oliveira y Pereira, 2014). Su adaptabilidad, abundancia relativa y alta riqueza específica los posicionan como actores fundamentales en ecosistemas transformados, especialmente ante la desaparición de grandes carnívoros.

Este fenómeno, conocido como liberación de mesodepredadores, ocurre cuando la ausencia de grandes carnívoros permite que mesocarnívoros ocupen un rol más protagónico, aunque sin reemplazar completamente su función ecológica (Prugh et al., 2009; Ripple et al., 2014; Avrin et al., 2023).

Comprender cómo variables ambientales, como la cobertura boscosa, la distancia a cursos de agua o la presión humana y factores bióticos como la presencia de otras especies influyen en la distribución y coocurrencia de mesocarnívoros resulta fundamental para diseñar estrategias de conservación efectivas en paisajes dominados por el ser humano (Benítez-López et al., 2019; Prugh y Sivy, 2020; Suraci et al., 2021). En este sentido, los modelos de ocupación desarrollados por MacKenzie et al. (2002, 2003) permiten estimar la probabilidad de que una especie esté presente en un sitio dado, considerando que su detección puede ser imperfecta. Para su correcta aplicación, es fundamental definir adecuadamente los sitios de muestreo y la duración de cada estación, ya que cada una representa una "foto instantánea" del sistema. Estaciones demasiado breves pueden carecer de información suficiente, mientras que aquellas demasiado prolongadas pueden no captar las variaciones ecológicas relevantes (MacKenzie et al., 2006). Estos modelos se basan en supuestos como el cierre demográfico durante el muestreo, la ausencia de detecciones falsas, la independencia entre sitios y la constancia de las probabilidades de ocupación y detección (MacKenzie et al., 2006; O'Connell y Bailey, 2011). Además, permiten incorporar covariables mediante funciones logísticas para modelar las probabilidades en función de variables ambientales o biológicas relevantes (MacKenzie et al., 2006).

Estos enfoques han sido aplicados en estudios que van desde el uso del hábitat (Betts et al., 2008) y la dinámica poblacional (MacKenzie et al., 2010), hasta el efecto de la fragmentación y cambios del paisaje en mamíferos (Ozgul et al., 2006; Nicholson y Van Manen, 2009; Gibson, 2011). En el noreste de Uruguay, un paisaje agroganadero con parches remanentes de bosque nativo, estas dinámicas adquieren especial relevancia. La coexistencia de múltiples especies de mesocarnívoros en ausencia de grandes carnívoros ofrece una oportunidad para evaluar cómo la matriz productiva y la configuración del hábitat influyen en sus patrones de distribución y en las posibles interacciones entre especies.

Así, este trabajo busca aportar evidencia empírica que permita responder a dos preguntas centrales: ¿Qué variables ambientales influyen en la distribución espacial de los

mesocarnívoros en esta zona agroganadera del noreste de Uruguay? ¿Cómo afecta la presencia de otras especies de mesocarnívoros a la distribución espacial de las especies presentes en el área de estudio? La respuesta a estas preguntas contribuirá al diseño de estrategias de conservación que compatibilicen la producción agropecuaria con la persistencia de los carnívoros nativos, asegurando el mantenimiento de funciones ecológicas esenciales en paisajes humanizados.

3.2. Objetivo general

Describir el patrón espacial de las especies de mesocarnívoros que habitan los bosques nativos en un área agroganadera en el noreste del Uruguay y evaluar cómo la estructura vegetal, el paisaje, las actividades antrópicas, y el uso del suelo influyen en esta distribución.

3.3. Objetivos específicos

1. Describir el patrón de detección y ocupación de cada una de las especies de mesocarnívoros presentes en el área de estudio.

2. Analizar qué covariables vinculados a la estructura vegetal, paisaje, actividad antrópica y/o uso del suelo influyen en el patrón de detección y ocupación de cada una de las especies de mesocarnívoros presentes en el área de estudio.

3. Analizar cómo la presencia de las distintas especies de mesocarnívoros registradas en el área de estudio influye en los patrones de detección y ocupación de las otras especies.

3.4. Hipótesis general

La ocupación y selección de hábitats por parte de cada especie de mesocarnívoro está influenciada por sus preferencias intrínsecas, la estructura de la vegetación, el grado de intervención antrópica y las interacciones con otras especies de mesocarnívoros que presentan características morfológicas y/o ecológicas similares.

3.5. Predicciones

1. Los mesocarnívoros mostraran baja probabilidad de ocupación en zonas con mayor modificación antrópica, como las zonas exclusivamente agrícolas.

2. Los mesocarnívoros muestran menor probabilidad de ocupación en áreas con mayor presencia humana y animales domésticos y/o ganado.

3. Las especies con características ecológicas y morfológicas similares como los cánidos y félidos presentaran un bajo solapamiento espacial.

3.6. Materiales y métodos

3.6.1. Diseño de muestreo

El área de estudio se dividió en tres zonas (A -ganadera-, B -ganadera- y C -agrícola-) para su posterior análisis (Figura 3.1). En cada una de las zonas (A, B, C), se diseñó una cuadrícula con cuadrados de 2 km de lado. Cada zona (o cuadrícula) fue muestreada dos veces, totalizando seis eventos de muestreo. Los cuadrados donde efectivamente se instalaron las estaciones de muestreo fueron seleccionados teniendo en cuenta su accesibilidad y el tipo de ambiente, priorizando el ecotono pradera-bosque o dentro de los bosques. En cada estación de muestreo se instaló una cámara trampa Scoutguard Zeroglow-10M (https://www.scoutguard.com.au/), ubicada a unos 50 cm por encima del suelo y programada para grabar vídeos de 20 segundos (Noss et al., 2013), con un intervalo de al menos dos minutos entre vídeos sucesivos. Las estaciones permanecieron activas durante las 24 horas del día por un mínimo de 80 días consecutivos (Di Bitetti et al., 2006; Paviolo et al., 2008). La información más detallada sobre el diseño de muestreo se encuentra en la introducción general del presente documento.

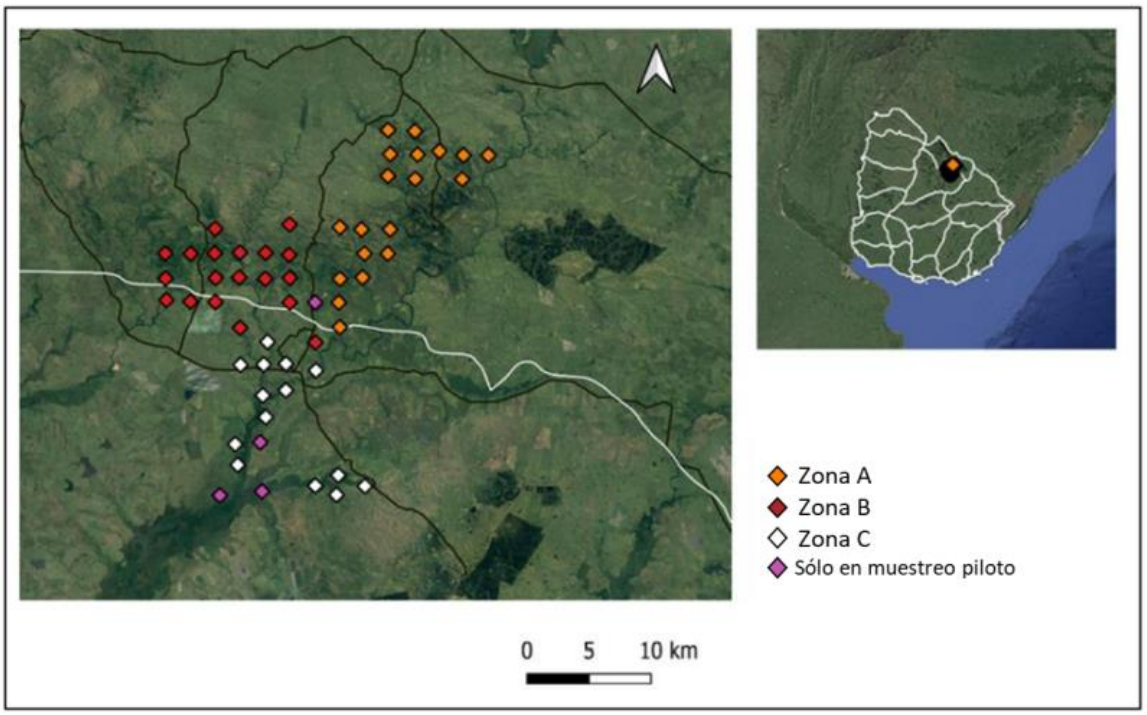

Figura 3.1. Mapa de las estaciones de muestreo colocadas en el área de estudio considerando las zonas A. B y C.

3.6.2. Análisis de datos

El análisis de datos se llevó a cabo a partir de modelos de ocupación (MacKenzie et al., 2002, 2006). Se consideró como sitio de muestreo cada uno de los cuadrados de 2 km de lado en donde fueron ubicadas las cámaras trampa (Figura 3.1). Por otro lado, para

construir las historias de captura o detecciones se consideró 10 días consecutivos de registros de las cámaras trampa como una visita (Jonhson et al., 2009; Sarmento et al., 2011). Teniendo en cuenta las diferencias en los tiempos de muestreo en cada zona y considerando el período de muestreo más extenso, se definieron como máximo 15 visitas para la construcción de las historias de captura. De esta manera, las matrices presentaron dimensiones N x K, donde N es el número de estaciones de muestreo (103, 53 en el primer periodo de muestreo y 50 en el segundo) y K el número de visitas (15). Para cada visita se definieron dos estados de observación, especie detectada (1) o no detectada (0) en ese período de tiempo. En los casos que no se pudo determinar con exactitud si la especie fue detectada o no, si hubo un fallo en las cámaras, o los muestreos fueron más cortos se consideraron como datos faltantes (MacKenzie et al., 2006).

3.6.3. Covariables

Para construir los modelos de ocupación se consideraron diferentes tipos de covariables (Tabla 3.1):

3.6.3.1. Covariables de detección

Corresponden a aquellas covariables que pueden variar a lo largo del muestreo o que dependen del investigador y que describen potenciales variaciones en la detección de la o las especies de interés. Dentro de esta categoría fueron consideradas tres covariables:

- Presencia de los y las investigadores/as (p. inv): Considera el tiempo transcurrido entre la ocurrencia del registro y la presencia de los y las investigadores/as debido a la instalación o el control del correcto funcionamiento de las cámaras.

- Presencia de perro doméstico (p. perro): Cuenta los días que ocurren entre la presencia de un perro y el registro del carnívoro.

- Período del ciclo anual (ep. rep): En relación con el período del ciclo anual, se dividió el año en tres períodos asumiendo un "ciclo biológico promedio" de los carnívoros estudiados: celo-apareamiento (de julio a octubre), parición-cría (de noviembre a febrero) y dispersión (de marzo a junio).

3.6.3.2. Covariables de ocupación

Corresponden a aquellas covariables que se mantienen constantes a lo largo del muestreo, incluyendo a casi cualquier covariable que pueda caracterizar un sitio o su localización o interacciones constantes dentro del mismo capaces de explicar la ocupación. Dentro de

esta categoría fueron consideradas cuatro conjuntos de covariables:

1) Sitio: Indica el área en el que se realizó el muestreo. Una única columna cuenta con tres valores. (A) cuando se corresponde al área A. (B) cuando se corresponde al área B y (C) cuando se corresponde al área C.

2) Estructura de vegetación: para la obtención de las variables de la estructura de la vegetación se estudió la zona de influencia de cada una de las estaciones de muestreo instaladas. En primer lugar, se trazó un transecto de 200 metros (m), con la posición de la cámara en el centro del transecto. Cada 10 m se calculó la cobertura vegetal observando cuántas veces la vegetación hacía contacto con una vara graduada cada 25 cm. Luego, cada 20 m, se delimitaron cuatro parcelas de 1 m^2 cada una donde se estimó el porcentaje de cobertura vegetal y se midió la altura del tapiz herbáceo (m) y una de 100 m^2 donde se midió el diámetro de la cobertura de todos los individuos con una altura mayor a 1 m. Con estos datos se elaboraron siete variables ambientales que se consideraron podrían explicar la ocupación de las especies: densidad de leñosas (ind/ha), porcentaje de cobertura de leñosas (%), altura del tapiz herbáceo (m), cobertura de tapiz herbáceo (%), perfil vertical bajo (0-1 m), perfil vertical medio (1-3 m) y perfil vertical alto (> 3 m). Todas estas medidas fueron estandarizadas y analizadas mediante un Análisis de Componentes Principales (PCA) basado en las correlaciones de las variables (Legendre y Legendre, 1998), obteniendo tres factores (Am1, Am2, Am3) que se utilizaron para representar la complejidad estructural de la vegetación; El PCA fue realizado en el programa estadístico Past (Hammer et al., 2001). En Am1 la cobertura de leñosas, perfil vegetal alto y medio tuvieron una relación positiva, en cambio cobertura de herbáceas tuvo una relación negativa, por lo que representa un gradiente de estructura vegetal del paisaje. Am2 la altura de tapiz presento una relación positiva, en cambio la densidad de leñosas y perfil vegetal bajo mostro una relación negativa, gradiente relacionado con vegetación herbácea. En Am3 presento una relación positiva con la altura de tapiz y perfil vegetal bajo, gradiente relacionado variación de vegetación herbácea.

3) Paisaje: se realizó la clasificación de los distintos tipos de ambientes naturales presentes en el área de estudio, a través del análisis de las imágenes satelitales Sentinel 1, 2 y 3 (https://sentinel.esa.int/web/sentinel/home). Luego, se trazó un buffer de 1 km de radio sobre la ubicación geográfica de las cámaras trampa y se calculó el área que ocupa cada ambiente en este buffer. Se construyeron cinco variables: cobertura de bosque, cobertura de pradera, cobertura de forestación y cobertura de humedales, todas

expresadas en porcentajes. Además, se calcularon la longitud de los cuerpos de agua (c. a) utilizando los programas Google Earth (versión 7.3.2) y QGIS (versión 3.4.2-Madeira).

4) Antrópicas: utilizando los programas Google Earth (versión 7.3.2) y QGIS (versión 3.4.2-Madeira), se calculó la distancia de cada estación de muestreo a las viviendas (d. casa) y la longitud de caminos (cam).

Antes de ingresar las variables a los modelos, las mismas, fueron estandarizadas ((variable – media)/(desvío estándar).

Tabla 3.1. Pesos de componentes de análisis de componentes principales realizados con de la estructura vegetal, (alt de tapiz), altura del tapiz herbáceo (m), (den. leñ) densidad de leñosas (ind/ha), (cob. leñ) porcentaje de cobertura de leñosas (%), (cob. her) cobertura de tapiz herbáceo (%), (PVB) perfil vertical bajo (0-1 m), (PVM) perfil vertical medio (1-3 m) y (PVA) perfil vertical alto (> 3 m).

	Am1	**Am2**	**Am3**
alt de tapiz	-0,04653919	0,49029181	0,69256819
cob. Leñ	0,435042	-0,26300446	0,1981164
cob.her	-0,48068188	-0,1686726	0,09277038
den,leñ	0,15538876	-0,76216767	0,20332025
PVA	0,50775312	0,16064816	0,04362005
PVB	-0,37339756	-0,23473381	0,54838349
PVM	0,39513651	0,01359416	0,35850601

Tabla 3.2. Listado de covariables seleccionadas para el desarrollo de los modelos de ocupación. Se detallan los tipos de covariables, factores considerados, códigos respectivos y justificación ecológico.

Tipos de variables	Factores	Covariable	Código	Justificación ecológica
Covariable de detección		Presencia de los/as investigadores/as	p. inv	Es posible que la actividad humana altere la detección de estas especies
		Presencia de perro	p. perro	La presencia de perros puede modificar el comportamiento de algunas especies silvestres.
		Época reproductiva	ep. Rep	Las actividades reproductivas influyen en los movimientos y detectabilidad de las especies.
Covariables de ocupación	Sitio	Sitio	Sitio	Indica la variación espacial entre zonas de distinto uso del suelo y estructura del paisaje.
	Estructura vegetación	Factor principal 1 de ACP	Am1	Cobertura de leñosas, perfil vegetal alto y medio.
		Factor principal 2 de ACP	Am2	Gradiente relacionado con vegetación herbáceas.
		Factor principal 3 de ACP	Am3	Altura del tapiz y perfil vegetal bajo.
	Paisaje	Porcentaje de cobertura de Bosque (%)	% Bos	El bosque ofrece refugio y hábitat clave para especies arborícolas.
		Porcentaje de cobertura de Pradera (%)	% Pra	Representa ambientes abiertos, preferidos por alguna de las especies.
		Porcentaje de cobertura de Forestación (%)	% For	Asociado a matrices de uso productivo que pueden afectar la conectividad y disponibilidad de hábitat.
		Porcentaje de cobertura de Humedales (%)	% Hum	Hábitats asociados a recursos clave para algunas especies, como cuerpos de agua.
		Longitud de cuerpo de agua (m)	c. a	La proximidad a cursos de agua puede determinar presencia de especies semiacuáticas o influir en la oferta de presas.
	Antrópicas	Distancia a casa (m)	d. casa	Representa grado de disturbio antrópico
		Longitud de caminos (m)	Cam	Los caminos aumentan el riesgo de perturbación

3.6.4. Modelos de ocupación para una única estación y única especie

En primer lugar, se evaluó la correlación entre las variables seleccionadas mediante el coeficiente de correlación de Pearson. Se consideraron significativamente correlacionadas aquellas parejas de variables con un valor de $r > 0,50$ y $p < 0,05$. Posteriormente, se eliminaron las variables que contribuyeron a reducir dicha correlación

Con las variables seleccionadas el proceso de modelado se llevó a cabo en tres pasos:

1. Se construyó un conjunto de modelos denominados *modelos de detección* en los que se incluyeron todas las combinaciones posibles de las tres covariables de detección y la probabilidad de ocupación permaneció constante.

2. Se desarrollaron los denominados *modelos de ocupación*. integrando todas las combinaciones posibles de las covariables de ocupación seleccionadas y asumiendo una probabilidad de detección constante.

   Tanto en los modelos de detección como en los de ocupación se desarrollaron modelos nulos (sin covariables).

3. Se construyeron los denominados *modelos finales* en los que se combinaron las variables de detección y ocupación de los cinco mejores modelos obtenidos en los dos pasos anteriores, con base en el Criterio de Información de Akaike (AIC) (Akaike, 1973; Burnham y Anderson, 2002).

Los modelos de única especie y estación (MacKenzie et al., 2002, 2006) se implementaron utilizando la función *occu* del paquete unmarked (Fiske y Chander, 2015), en el software libre R 3.5.1 (R Core Team, 2018). Para seleccionar los mejores modelos finales de cada especie y las variables que influyen en su distribución espacial, tanto en la probabilidad de ocupación como de detección, se seleccionaron los modelos finales que presentaron un ΔAIC menor o igual a 2 en referencia al modelo con menor AIC (Cruz et al., 2018). Luego, se analizó la significancia estadística de las variables en cada uno de estos modelos, en los casos en que el número de modelos finales superó los cinco, se consideraron los cinco modelos con menor AIC (Burnham y Anderson. 2002; Caruso. 2016; Gompper et al., 2016; Cruz et al., 2018; Espinosa-Flores et al., 2020).

3.6.5. Interacción espacial entre mesocarnívoros

Para realizar una primera evaluación de las interacciones espaciales entre las especies de mesocarnívoros, y evaluar si la presencia de otros mesocarnívoros mejora, empeora o no modifica su probabilidad de ocupación, se volvieron a correr los dos mejores modelos finales de cada carnívoro, pero se agregó como covariable la presencia/ausencia de las otras especies de carnívoros (Gompper et al., 2016). Por último, se analizó la significancia estadística del modelo con menor AIC.

3.7. Resultados

Con un esfuerzo de muestreo de 8.293 días-trampa y un éxito de captura de 9,4%, se obtuvieron un total de 780 registros independientes correspondientes a ocho especies del orden Carnívora, pertenecientes a cinco familias: Mephitidae, Canidae, Felidae, Procyonidae y Mustelidae. Al igual que en el capítulo anterior, los registros de lobito de río y hurón no fueron considerados para los siguientes análisis.

El zorro perro, el zorrillo y el gato montés fueron las especies registradas en un mayor número de estaciones de muestreo (Tabla 3.3).

Tabla 3.3. Número de estaciones de muestreo de cada área y total para el área de estudio en las que se registraron las especies de carnívoros. Se indica el número de estaciones donde fueron registradas en cada área, y entre paréntesis el porcentaje que corresponde teniendo en cuenta el menor número de estaciones por área.

Especie	Zona A (%)	Zona B (%)	Zona C (%)	Total (%)
Leopardus geoffroyi	14 (73.7)	14 (82.3)	11 (78.5)	39 (78)
Leopardus wiedii	8 (42.1)	11 (64.7)	7 (50)	26 (52)
Lycalopex gymnocercus	7 (36.8)	3 (17.4)	4 (28.5)	14 (28)
Cerdocyon thous	16 (84.3)	15 (88.2)	11 (78.5)	42 (84)
Conepatus chinga	15 (78.9)	13 (76.4)	13 (92.87)	41 (82)
Procyon cancrivorus	9 (47.4)	5 (29.411)	10 (71.4)	24 (48)

De un total de 1.118 visitas, descartando los días que las cámaras no estuvieron funcionando, con las que se elaboraron las historias de detección para generar los modelos de ocupación, se obtuvieron 169 presencias de zorrillo (15,1%), 127 de zorro perro (11,4%), 104 de gato montés (9,3%), 62 de margay (5,54%), 43 de mano pelada (3,8%) y 34 de zorro gris (3,04%). Todas las especies fueron registradas más de una vez en, por lo menos, una estación de muestreo.

3.7.1. Modelos de ocupación de única estación y única especie

3.7.1.1. Correlación de variables

La variable cobertura de pradera (%Pra) mostró una correlación significativamente negativa con la cobertura de humedales (%Hum) y la cobertura de bosques (%Bos), con valores de $r = -0,58$ y $-0,67$, respectivamente ($p < 0,05$). Por otro lado, la longitud de caminos (Cam) presentó una correlación significativamente negativa con la distancia a la casa (d.casa) ($r = -0,55$, $p < 0,05$). Debido a estas correlaciones, las variables cobertura de pradera y longitud de caminos fueron eliminadas del análisis (ver Anexo I - Figura 1).

3.7.1.2. Modelo de detección y ocupación

Con un total de tres variables de detección y nueve variables de ocupación, se obtuvieron ocho modelos de detección (ver Anexo I - Tablas 1-6) y 23 modelos de ocupación (ver Anexo I - Tablas 7-12) para cada especie. En los modelos de detección y ocupación del mano pelada, y modelo de ocupación del zorro perro, el modelo nulo se ubicó dentro de los modelos con ΔAIC ≤ 2.

3.7.1.3. Modelos finales

Gato montés (*Leopardus geoffroyi*)

De la combinación de los cuatro modelos de detección y los seis modelos de ocupación que presentaron ΔAIC ≤ 2 para esta especie, se obtuvieron 24 modelos finales, de los cuales 14 presentaron ΔAIC ≤ 2 (Tabla 3.4). Al considerar los cinco modelos con menor AIC, la variable presencia de los y las investigadores/as mostro una asociación negativa con la probabilidad de detección de esta especie. Siendo el modelo más parsimonioso aquel que presenta presencia de investigador y época reproductiva como variables de detección y modelo de ocupación nulo (Tabla 3.5).

Tabla 3.4. Resultados de los modelos finales para el gato montés (*Leopardus geoffroyi*) con un ΔAIC ≤ 2. nPars: número de parámetros para cada modelo. AIC: Criterio de Información de Akaike. ΔAIC: diferencia entre un modelo y el modelo con AIC inmediatamente menor. En negrita se encuentran los cincos modelos con menor AIC. p-valor (*) indica significancia estadística. En rojo se marca el modelo más parsimonioso con un menor número de parámetros. Código de las variables en tabla 3.2.

Modelos		nPars	AIC	ΔAIC
p(p.perro + p.inv + ep.rep)psi(% For)	**gm.33**	**6**	**868.41**	**0.00**
p(p.perro + p.inv + ep.rep)psi(% Bos)	**gm.34**	**6**	**868.80**	**0.39**
p(p.perro + p.inv + ep.rep)psi(.)	**gm.35**	**5**	**868.96**	**0.56**
p(p.inv + ep.rep)psi(% For)	**gm.39**	**5**	**869.27**	**0.86**
p(p. perro + p. inv)psi(% For)	**gm.45**	**5**	**869.39**	**0.99**
p(p. perro + p. inv)psi(% Bos)	gm.46	5	869.44	1.04
p(p.perro + p.inv + ep.rep)psi(d.casa)	gm.37	6	869.51	1.10
p(p.perro + p.inv + ep.rep)psi(Am1)	gm.38	6	869.53	1.13
p(p.perro + p.inv + ep.rep)psi(Am3)	gm.36	6	869.57	1.16
p(p.inv + ep.rep)psi(% Bos)	gm.40	5	869.69	1.28
p(p.inv + ep.rep)psi(.)	gm.41	4	869.93	1.52
p(p. perro + p. inv)psi(.)	gm.47	4	869.95	1.55
p(p.inv)psi(% For)	gm.51	4	870.28	1.88
p(p.inv)psi(% Bos)	gm.52	4	870.35	1.95

Tabla 3.5 Estimadores para la probabilidad de detección y ocupación de los modelos con mayor AIC del gato montés (*Leopardus geoffroyi*) junto a su desvío estándar y p-valor. (*) indica significancia estadística. Código de las variables en tabla 3.2.

Modelo		Estimador	Desvío	Z	p-valor
gm.33	p(Intercept)	-2.764	0.498	-5.55	2.85e-08*
	p(p.perro)	0.227	0.143	1.59	1.13e-01
	p(p. inv)	-0.306	0.114	-2.69	7.19e-03*
	p(ep.rep)	0.367	0.212	1.73	8.33e-02
	psi(Intercept)	0.4021	0.263	1.53	0.126
	psi (%For)	-0.0577	0.044	-1.31	0.189
gm.34	p(Intercept)	-2.753	0.498	-5.53	3.27e-08*
	p(p.perro)	0.228	0.143	1.59	1.11e-01
	p(p.inv)	-0.307	0.114	-2.69	7.15e-03*
	p(ep.rep)	0.345	0.212	1.63	1.03e-01
	psi(Intercept)	0.4051	0.2605	1.56	0.120
	psi (% Bos)	-0.0486	0.0331	-1.47	0.143
gm.35	p(Intercept)	-2.772	0.500	-5.55	2.89e-08*
	p(p.perro)	0.231	0.143	1.61	1.07e-01
	p(p.inv)	-0.308	0.114	-2.70	6.89e-03*
	p(ep.rep)	0.367	0.212	1.73	8.31e-02
	psi(Intercept)	0.396	0.255	1.55	0.12
gm.39	p(Intercept)	-2.070	0.221	-9.38	6.89e-21*
	p(p.inv)	-0.308	0.114	-2.71	6.79e-03*
	p(ep.rep)	0.368	0.212	1.74	8.18e-02
	psi(Intercept)	0.4180	0.2672	1.56	0.118
	psi (%For)	-0.0597	0.0447	-1.33	0.182
gm.45	p(Intercept)	-2.623	0.492	-5.33	9.73e-08*
	p(p.perro)	0.228	0.143	1.59	1.11e-01
	p(p.inv)	-0.286	0.114	-2.52	1.18e-02*
	psi(Intercept)	0.3931	0.262	1.50	0.134
	psi (%For)	-0.0577	0.044	-1.31	0.190

Margay (*Leopardus wiedii*)

De la combinación del único modelo de detección y los siete modelos de ocupación que presentaron ΔAIC ≤ 2 para esta especie, se obtuvieron siete modelos finales, de los cuales cinco presentan un ΔAIC ≤ 2 (Tabla 3.6). La presencia de perro doméstico influyó negativamente en la probabilidad de detección de esta especie. La estructura de vegetación presentó una significancia positiva en la probabilidad de ocupación de esta especie (Tabla 3.7).

Tabla 3.6. Resultados de los modelos finales para el margay (*Leopardus wiedii*) con un ΔAIC ≤ 2. nPars: número de parámetros para cada modelo. AIC: Criterio de Información de Akaike. ΔAIC: diferencia entre un modelo y el modelo con AIC inmediatamente menor. En rojo se marca el modelo más parsimonioso con un menor número de parámetros. Códigos de las variables en tabla 3.2.

Modelos		nPars	AIC	ΔAIC
p(p. perro)psi(%Hum+%For+%Bos+c.a+ d.casa)	m.36	8	546.93	0.00
p(p. perro)psi(%Hum+%For+%Bos+c.a+Am1	m.35	11	547.65	0.72
p(p.perro)psi(Am1)	m.33	4	547.83	0.90
p(p.perro)psi(Am1+Am2+Am3 +d.casa)	m.34	7	548.23	1.29
p(p.perro)psi(Sitio + Am1+Am2+Am3)	m.37	8	548.35	1.96

Tabla 3.7. Estimadores para la probabilidad de detección y ocupación de los modelos con mayor AIC del margay (*Leopardus wiedii*) de los cinco modelos con mayor AIC junto a su desvío estándar y p-valor. (*) Indica significancia estadística. Códigos de las variables en tabla 3.2.

Modelo		Estimador	Desvío estándar	Z	p-valor
m.36	p(p.perro)	-0.387	0.129	-3.00	0.002722*
	p(Intercept)	-1.471	0.384	-3.83	0.000129*
	psi(Intercept)	0.0109	0.4411	0.0246	0.9804
	psi(%Hum)	0.2966	0.1372	21.616	0.0307*
	psi (%For)	-0.0617	0.0716	-0.8616	0.3889
	psi (% Bos)	0.1131	0.0531	21.306	0.0331*
	psi (c.a)	-0.0677	0.0472	-14.328	0.1519
	psi (d.casa)	-0.1734	0.0790	-21.940	0.0282*
m.35	p(Intercept)	-1.474	0.384	-3.84	0.000124*
	p.(p.perro)	-0.373	0.130	-2.88	0.004003*
	psi(Intercept)	-0.19443	0.4433	-0.43861	0.6609
	psi(%Hum)	0.21548	0.1417	152.077	0.1283
	psi (%For)	-0.04594	0.0571	-0.80421	0.4213
	psi (% Bose)	0.08609	0.0598	144.059	0.1497
	psi (c.a)	-0.10310	0.0564	-182.778	0.0676
	psi(Am1)	0.40659	0.1962	207.210	0.0383*
	psi (Am2)	-0.12104	0.3063	-0.39519	0.6927
	psi (Am3)	-0.00195	0.3109	-0.00626	0.9950
	psi (d.casa)	-0.16210	0.0859	-188.727	0.0591
m.33	p(Intercept)	-1.493	0.382	-3.91	9.14e-05*
	p.(p.perro)	-0.338	0.130	-2.59	9.53e-03*
	psi(Intercept)	-0.409	0.272	-1.51	0.1322
	psi(Am1)	0.341	0.145	2.36	0.0184*
m.34	p(Intercept)	-1.501	0.383	-3.92	8.86e-05*
	p.(p.perro)	-0.332	0.130	-2.55	1.09e-02*
	psi(Intercept)	-0.4495	0.2851	-1.576	0.1149
	psi(Am1)	0.4199	0.1726	2.433	0.0150*
	psi (Am2)	-0.1863	0.2223	-0.838	0.4020
	psi (Am3)	0.2526	0.2357	1.071	0.2840
	psi (d.casa)	-0.0733	0.0386	-1.902	0.0572
m.37	p(Intercept)	-1.489	0.381	-3.91	9.26e-05*
	p.(p.perro)	-0.335	0.130	-2.58	9.93e-03*
	psi(Intercept)	-0.733	0.491	-1.492	0.1357
	psi (Sitio B)	1.155	0.657	1.758	0.0788
	psi (Sitio C)	-0.514	0.948	-0.543	0.5873
	psi(Am1)	0.479	0.193	2.474	0.0134*
	psi (Am2)	-0.397	0.301	-1.319	0.1873
	psi (Am3)	0.350	0.257	1.364	0.1726

Zorro gris (*Lycalopex gymnocercus*)

De la combinación de los tres modelos de detección y el modelo de ocupación que presentaron ΔAIC ≤ 2 para esta especie. se obtuvieron tres modelos finales de los cuales dos presentan un valor de ΔAIC ≤ 2 (Tabla 3.8). La presencia de los y las investigadores/as influyeron negativamente en la probabilidad de detección del zorro gris. Por otro parte, la probabilidad de ocupación de esta especie estuvo asociada negativamente a la cobertura de bosque (Tabla 3.8 y 3.9).

Tabla 3.8. Resultados de los modelos finales para el zorro gris (*Lycalopex gymnocercus*) con un ΔAIC ≤ 2. nPars: número de parámetros para cada modelo. AIC: Criterio de Información de Akaike. ΔAIC: diferencia entre un modelo y el modelo con AIC inmediatamente menor. En rojo se marca el modelo más parsimonioso con un menor número de parámetros. Códigos de las variables en tabla 3.2.

Modelos		nPars	AIC	ΔAIC
p(ep rep + .inv) psi(%Bos)	zg.33	5	332.88	0.00
p(p.inv) psi(% Bos)	zg.34	4	334.16	1.28

Tabla 3.9. Estimadores para la probabilidad de detección y ocupación de los modelos con mayor AIC del zorro gris (*Lycalopex gymnocercus*) junto a su desvío estándar y p-valor. (*) indica significancia estadística. Códigos de las variables en tabla 3.2.

Modelo		Estimador	Desvío	Z	p-valor
zg.33	p(Intercept)	-2.078	0.436	-4.77	1.86e-06*
	p(p.inv)	-0.447	0.196	-2.29	2.22e-02*
	p(ep.rep)	0.736	0.419	1.76	7.89e-02
	psi(Intercept)	-1.739	0.3780	-4.60	4.22e-06*
	psi (% Bos)	-0.143	0.0637	-2.24	2.49e-02*
zg.34	p(Intercept)	-1.654	0.335	-4.94	7.70e-07*
	p(p.inv)	-0.376	0.190	-1.98	4.81e-02*
	psi(Intercept)	-1.813	0.3671	-4.94	7.90e-07*
	psi (% Bos)	-0.141	0.0626	-2.26	2.37e-02*

Zorro perro (*Cerdocyon thous*)

De la combinación de los dos modelos de detección y los nueve modelos de ocupación que presentaron ΔAIC ≤ 2 para esta especie, se obtuvieron 18 modelos finales, de los cuales doce presentaron un ΔAIC ≤ 2 (Tabla 3.10). La presencia de los y las investigadores/as presentó una asociación negativa con la probabilidad de detección del zorro perro. El modelo más parsimonioso es el modelo nulo para ocupación (Tabla 3.11).

Tabla 3.10. Resultados de los modelos finales para el zorro perro (*Cerdocyon thous*) con un ΔAIC ≤ 2. nPars: número de parámetros para cada modelo. AIC: Criterio de Información de Akaike. ΔAIC: diferencia entre un modelo y el modelo con AIC inmediatamente menor. En negrita se encuentran los cincos modelos con menor AIC. En rojo se marca el modelo más parsimonioso con un menor número de parámetros. Código de las variables en tabla 3.2.

Modelos		nPars	AIC	ΔAIC
p(p.perro + p.inv)psi(.)	**zp.33**	**4**	**1005.94**	**0.00**
p(p.perro + p.inv)psi(% Hum)	**zp.41**	**5**	**1006.23**	**0.28**
p(p.perro + p.inv)psi(% For)	**zp.34**	**5**	**1006.30**	**0.35**
p(p.perro + p.inv)psi(Am3)	**zp.36**	**5**	**1007.02**	**1.08**
p(p.inv)psi(.)	**zp.42**	**3**	**1007.03**	**1.09**
p(p.inv)psi(% For)	zp.43	4	1007.37	1.42
p(p.inv)psi(% Hum)	zp.50	4	1007.56	1.62
p(p.perro + p.inv)psi(Am1)	zp.38	5	1007.61	1.66
p(p.perro + p.inv)psi(d.casa)	zp.37	5	1007.67	1.73
p(p.perro + p.inv)psi(Am2)	zp.39	5	1007.87	1.92
p(p.perro + p.inv)psi(%Bos)	zp.35	5	1007.92	1.97
p(p.perro + p.inv)psi(c.a)	zp.40	5	1007.94	1.99

Tabla 3.11. Estimadores para la probabilidad de detección y ocupación de los modelos con mayor AIC del zorro perro (*Cerdocyon thous*) junto a su desvío estándar y p-valor. (*) indica significancia estadística. Códigos de las variables en tabla 3.2.

Modelo		Estimador	Desvío	Z	p-valor
zp.33	p(Intercept)	-1.120	0.3442	-3.25	0.00114*
	p(p.perro)	-0.180	0.0992	-1.82	0.06937
	p(p.inv)	-0.313	0.1042	-3.00	0.00270*
	psi(Intercept)	0.478	0.237	2.02	0.0437*
zp.41	p(Intercept)	-1.110	0.3430	-3.24	0.0012*
	p(p.perro)	-0.188	0.0994	-1.89	0.05874
	p(p.inv)	-0.310	0.1043	-2.97	0.00297*
	psi(%Hum)	0.0592	0.0576	1.03	0.3042
zp.34	p(Intercept)	-1.125	0.3448	-3.26	0.00111*
	p(p.perro)	-0.180	0.0993	-1.81	0.07025
	p(p.inv)	-0.312	0.1042	-2.99	0.00278*
	psi(Intercept)	0.4878	0.2411	2.02	0.0431*
	psi (%For)	-0.0406	0.0343	-1.18	0.2361
zp.36	p(Intercept)	-1.126	0.3447	-3.27	0.00108*
	p(p.perro)	-0.179	0.0992	-1.80	0.07144
	p(p.inv)	-0.312	0.1042	-2.99	0.0027*
	psi(Intercept)	0.489	0.240	2.034	0.0419*
	psi (Am3)	-0.196	0.206	-0.948	0.3429
zp.42	p(Intercept)	-1.664	0.177	-9.39	5.83e-21*
	p(p.inv)	-0.304	0.104	-2.93	3.43e-03*
	psi(Intercept)	0.463	0.234	1.98	0.0479*

Zorrillo (*Conepatus chinga*)

De la combinación de los dos modelos de detección y el modelo de ocupación que presentaron $\Delta AIC \leq 2$ para esta especie, se obtuvieron dos modelos finales con $\Delta AIC \leq 2$ (Tabla 3.12).

La presencia de los y las investigadores/as presenta una asociación negativa en la probabilidad de detección de esta especie, en cambio la época reproductiva presentó una asociación positiva. Por otra parte, la cobertura de Bosque está asociada negativamente a la probabilidad de ocupación de esta especie (Tabla 3.13).

Tabla 3.12. Resultados de los modelos finales para el zorrillo (*Conepatus chinga*) con un ΔAIC≤2. nPars: número de parámetros para cada modelo, AIC: Criterio de Información de Akaike, ΔAIC: diferencia entre un modelo y el modelo con AIC inmediatamente menor. En rojo se marca el modelo más parsimonioso con un menor número de parámetros. Códigos de las variables en tabla 3.2.

Modelos		nPars	AIC	ΔAIC
p(p.inv + ep.rep) psi (% Bos)	zo.34	5	1208.51	0.00
p(p.perro + p.inv + ep.rep)psi(%Bos)	zo.33	6	1209.81	1.30

Tabla 3.13. Estimadores para la probabilidad de detección y ocupación de los modelos con mayor AIC del zorrillo (*Conepatus chinga*) junto a su desvío estándar y p-valor. (*) Indica significancia estadística. Códigos de las variables en tabla 3.2.

Modelo		Estimador	Desvío	Z	p-valor
zo.34	p(Intercept)	-1.564	0.1739	-9.00	2.29e-19*
	p(p.inv)	-0.276	0.0926	-2.98	2.86e-03*
	p(ep.rep)	0.522	0.1683	3.10	1.94e-03*
	psi(Intercept)	0.602	0.2512	2.39	0.016640*
	psi (% Bos)	-0.122	0.0365	-3.33	0.000866*
zo.33	p(Intercept)	-18.346	0.3729	-4.919	8.70e-07*
	p(p.perro)	0.0837	0.1018	0.822	4.11e-01
	p(p.inv)	-0.2709	0.0928	-2.918	3.52e-03*
	p(ep.rep)	0.5402	0.1697	3.184	1.45e-03*
	psi(Intercept)	0.605	0.2524	2.40	0.016431*
	psi (% Bos)	-0.122	0.0368	-3.33	0.000862*

Mano pelada (*Procyon cancrivorus*)

De la combinación de los cinco modelos de detección y los dos modelos de ocupación que presentaron ΔAIC ≤ 2 para esta especie, se obtuvieron diez modelos finales de los cuales cinco presentaron un ΔAIC ≤ 2 (Tabla 3.14).

De las variables del factor paisaje solo la cobertura de humedales presento significancia estadística y estuvo asociada positivamente en la probabilidad de ocupación. Aunque el modelo más parsimonioso fue el que presenta el modelo nulo para detección (Tabla 3.15).

Tabla 3.14. Resultados de los modelos finales para el mano pelada (*Procyon cancrivorus*) con un ΔAIC ≤ 2. nPars: número de parámetros para cada modelo. AIC: Criterio de Información de Akaike. ΔAIC: diferencia entre un modelo y el modelo con AIC inmediatamente menor. En rojo se marca el modelo más parsimonioso con un menor número de parámetros. Códigos de las variables en tabla 3.2.

Modelos		nPars	AIC	ΔAIC
p(.)psi(Paisaje)	mp.35	6	421.02	0.00
p(p.inv)psi(Paisaje)	mp.33	7	421.13	0.11
p(p.perro)psi(Paisaje)	mp.41	7	422.54	1.52
p(.)psi(Paisaje + Antrópico)	mp36	7	422.74	1.72
p(p.inv)psi(Paisaje + Antrópico)	mp34	8	422.94	1.92

Tabla 3.15. Estimadores para la probabilidad de detección y ocupación de los modelos con mayor AIC del mano pelada (*Procyon cancrivorus*) junto a su desvío estándar y p-valor. (*) indica significancia estadística. Códigos de las variables en tabla 3.2.

Modelo		Estimador	Desvío	Z	p-valor
mp.35	p(Intercept)	-3.08	0.211	-14.6	2.47e-48*
	psi(Intercept)	0.0944	0.5752	0.164	0.8696
	psi(%Hum)	0.2697	0.1246	2.165	0.0304*
	psi (%For)	0.0649	0.0446	1.456	0.1455
	psi (% Bos)	-0.1248	0.0738	-1.691	0.0909
	psi (c.a)	0.1209	0.0686	1.763	0.0779
mp.33	p(Intercept)	-2.720	0.322	-8.45	2.91e-17*
	p(p.inv)	-0.243	0.177	-1.37	1.71e-01
	psi(Intercept)	0.1146	0.5889	0.195	0.8457
	psi(%Hum)	0.2721	0.1275	2.135	0.0328*
	psi (%For)	0.0657	0.0449	1.462	0.1438
	psi (% Bos)	-0.1253	0.0745	-1.683	0.0925
	psi (c.a)	0.1241	0.0696	1.783	0.0746
mp.41	p(Intercept)	-2.667	0.630	-4.231	2.33e-05*
	p(p.perro)	-0.129	0.192	-0.672	5.01e-01
	psi(Intercept)	0.0789	0.5685	0.139	0.8896
	psi(%Hum)	0.2723	0.1247	2.184	0.0290*
	psi (%For)	0.0638	0.0442	1.444	0.1488
	psi (% Bos)	-0.1229	0.0733	-1.678	0.0934
	psi (c. a)	0.1223	0.0680	1.799	0.0721
mp36	p(Intercept)	-3.1	0.214	-14.5	1.13e-47*
	psi(Intercept)	0.1986	0.6431	0.309	0.7574
	psi(%Hum)	0.3260	0.1598	2.040	0.0414*
	psi (%For)	0.0782	0.0538	1.453	0.1462
	psi (% Bos)	-0.1264	0.0784	-1.611	0.1072
	psi (c.a)	0.1396	0.0820	1.703	0.0886
	psi (d.casa)	-0.0610	0.0868	-0.703	0.4821
mp34	p(Intercept)	-2.743	0.324	-8.46	2.76e-17*
	p(p.inv)	-0.241	0.177	-1.36	1.74e-01
	psi(Intercept)	0.2137	0.6514	0.328	0.7429
	psi(%Hum)	0.3275	0.1625	2.016	0.0438*
	psi (%For)	0.0788	0.0542	1.454	0.1460
	psi (% Bos)	-0.1270	0.0791	-1.605	0.1084
	psi (c.a)	0.1423	0.0822	1.731	0.0835
	psi (d.casa)	-0.0595	0.0875	-0.681	0.4961

3.7.2. Interacción espacial entre los mesocarnívoros

Al considerar los modelos en los que se añade la presencia de los otros carnívoros como una variable, el zorro gris fue la única especie para la cual la presencia de otro carnívoro

no mejoró el ajuste del modelo (Tabla 3.16). De acuerdo con el modelo con mayor AIC, el gato montés se asocia positivamente en la probabilidad de ocupación del zorrillo, y viceversa. En contraste, la relación entre el zorro perro y el mano pelada fue negativa (Tabla 3.17).

Tabla 3.16. Resultados de los dos mejores modelos finales con ΔAIC ≤ 2 donde fueron incluidas las otras especies de carnívoros. nPars: número de parámetros para cada modelo. AIC: Criterio de Información de Akaike. ΔAIC: diferencia entre un modelo y el modelo con AIC inmediatamente menor.

	Modelo	NPars	AIC	ΔAIC
L. geoffroyi	gm.33 + zorrillo	7	862.08	0.00
L. wiedii	m.35 + mano pelada	12	536.88	0.00
L. gymnocercus	zg.33	5	332.88	0.000
	zg.33 + zorro perro	6	332.93	0.047
	zg.34	4	334.16	1.283
	zg.33 + zorrillo	6	334.33	1.445
	zg.33 + gato montés	6	334.37	1.487
	zg.34 + zorro perro	5	334.46	1.575
	zg.33 + margay	6	334.83	1.952
	zg.33 + mano pelada	6	334.88	1.997
C. thous	zp.41 + mano pelada	6	1000.15	0.00
C. chinga	zo.34 + gato montés	6	1204.50	0.00
	zo.33 + gato montés	7	1205.40	0.90
	zo.34 + margay	6	1205.46	0.95
P. cancrivorus	mp.35 + zorro perro	7	415.69	0.00
	mp.33 + zorro perro	8	416.06	0.37

Tabla 3.17. Estimadores para la probabilidad de ocupación de todos los carnívoros en presencia de las otras especies de carnívoros. en negrita se muestran los valores de los modelos que superan al modelo sin especies de carnívoros (*Indica diferencias estadísticamente significativas).

Especie	Otras spp. de	Estimad	Desvío	Z	p-valor
L. geoffroyi	*L. wiedii*	0.9604	0.6091	1.577	0.115
	C. thous	0.6095	0.5021	1.214	0.225
	L. gymnocercus	0.8532	0.8345	1.02	0.307
	C. chinga	**1.4**	**0.5362**	**2.75**	**0.00602***
	P. cancrivorus	0.6036	0.5961	1.013	0.311
L. wiedii	*L. geoffroyi*	0.5821	0.6165	0.944	0.3451
	C. thous	1.16	0.6823	1.701	0.0890
	L. gymnocercus	0.3700	0.9191	0.4026	0.6873
	C. chinga	1.161	0.7112	1.633	0.1024
	P. cancrivorus	1.703	1.083	1.572	0.1159
L. gymnocercus	*L. geoffroyi*	0.434	0.609	0.712	0.476527
	L. wiedii	-0.148	0.6782	-0.219	8.27e-01
	C. thous	0.868	0.6394	1.36	1.75e-01
	C. chinga	0.491	0.6699	0.733	0.463606
	P. cancrivorus	0.0344	0.6404	0.0537	0.957152
C. thous	*L. geoffroyi*	0.522	0.463	1.128	0.259
	L. wiedii	0.843	0.548	1.538	0.124
	L. gymnocercus	0.706	0.696	1.01	0.310
	C. chinga	0.8161	0.471	1.731	0.0834
	P. cancrivorus	**-1.101**	**0.505**	**-2.18**	**0.02941***
C. chinga	***L. geoffroyi***	**1.222**	**0.5228**	**2.339**	**0.01934***
	L. wiedii	**1.271**	**0.618**	**2.057**	**0.039695***
	C. thous	0.958	0.5125	1.870	0.06149
	L. gymnocercus	0.462	0.7884	0.586	0.55779
	P. cancrivorus	0.829	0.6168	1.34	0.17896
P. cancrivorus	*L. geoffroyi*	0.1314	0.7974	0.1647	0.8691
	L. wiedii	1.811	1.125	1.61	0.1074
	C. thous	**-2.261**	**0.9466**	**-2.39**	**0.0169***
	L. gymnocercus	-0.7175	1.112	-0.645	0.5190
	C. chinga	1.125	1.017	1.106	0.2685

3.8. Discusión

Este capítulo describe el patrón y la interacción espacial de seis especies de mesocarnívoros presentes en los bosques nativos de un área agroganadera del noreste de Uruguay.

La probabilidad de detección de las especies analizadas se vio significativamente afectada por las tres variables seleccionadas. La presencia de los y las investigadores/as que refleja el tiempo transcurrido entre la ocurrencia del registro y la cercanía de los y las investigadores/as a las cámaras trampa. Tuvo un impacto negativo en la detección de cuatro de las seis especies estudiadas: gato montés, zorro gris, zorro perro y zorrillo. Este resultado sugiere que los rastros dejados por los y las investigadores/as cerca de las cámaras podrían ahuyentar a estas especies (Houa et al., 2022). Al no utilizar atrayentes en las estaciones de muestreo, es plausible que la percepción de la presencia humana como amenaza haga que estas especies se vuelvan más cautelosas. Asimismo, la instalación y revisión de las cámaras podrían estar alterando el entorno y afectando el comportamiento animal (Benson et al., 2021). Por otro lado, la variable época reproductiva mostró una asociación positiva con la probabilidad de detección del zorrillo. Este patrón sugiere que la actividad reproductiva incrementa la actividad de estas especies, facilitando su detección (Harris et al., 2021). Además, la presencia de perros domésticos tuvo un efecto negativo en la probabilidad de detección del margay, posiblemente debido a la competencia por recursos o la perturbación del hábitat (Galetti y Sazima, 2006; Vanak y Gompper, 2009).

La probabilidad de ocupación del zorrillo y del zorro gris estuvo relacionada negativamente por la cobertura de bosque, lo que sugiere una preferencia por zonas abiertas en lugar de áreas densamente boscosas. Esto es consistente con estudios que asocian a estas especies con pastizales y estepas (Eisenberg y Redford, 1999; Lucherini et al., 2004; Lucherini y Luengo-Vidal, 2008; Dragoo, 2009; Kasper et al., 2009). Aunque estas especies pueden ingresar en los bosques para descansar, suelen preferir áreas abiertas para buscar alimento o refugio (Donadio et al., 2001; Kasper et al., 2012). En cuanto al zorro gris, su presencia se detectó en estaciones situadas en ecotonos o áreas con pequeñas agrupaciones de árboles, pero no en bosques densos. Este resultado coincide con los hallazgos de Di Bitetti et al. (2009) en Argentina y Turcatti (2021) en los pastizales templados de Brasil y Uruguay, donde la detección del zorro gris fue mayor en pastizales que en áreas boscosas.

La probabilidad de ocupación del margay estuvo asociada positivamente con la estructura del paisaje, más específicamente con la cobertura de leñosas, perfil vegetal alto y medio. Esto podría estar asociado a sus hábitos arborícolas, ya que la estructura del paisaje determina la disponibilidad de hábitat adecuado, como bosques con vegetación densa y disponibilidad de presas. Por otra parte, la estructura del paisaje influye en la conectividad entre diferentes hábitats. Dado que el margay es una especie prioritaria para la conservación en Uruguay (González et al., 2013), es fundamental realizar estudios a largo plazo para comprender sus necesidades ecológicas. Por otra parte, dada la estrecha relación entre la detectabilidad y la abundancia de las especies (MacKenzie et al., 2004), nuestros resultados sugieren que el margay no es tan raro en la región como se ha sugerido en estudios previos (Andrade-Núñez y Aide, 2010; Oliveira et al., 2015; Cruz, 2017). Asimismo, estos resultados no concuerdan con lo planteado por Harmsen y colaboradores (2021), quienes sugieren que, debido a sus hábitos arborícolas, el margay es una especie difícil de detectar con cámaras trampa si el estudio no se centra específicamente en ella. A pesar de que nuestro trabajo no fue diseñado con ese enfoque particular, registramos la presencia del margay en el 25% de las estaciones de muestreo. Este resultado indica que, a pesar de las adaptaciones morfológicas de la especie para utilizar los árboles, desciende al suelo en repetidas ocasiones ya sea para trasladarse, en búsqueda de presas o realizar otras actividades. El mano pelada mostró una asociación positiva con la cobertura de humedales, lo que coincide con su preferencia por áreas cercanas a cuerpos de agua (Emmons y Feer, 1997; Arispe et al., 2008).

Ninguna de las especies analizadas mostró una asociación estadísticamente significativa con la variable del factor Sitio. Dado que la principal diferencia entre los sitios radicaba en la matriz de producción agrícola o ganadera que rodeaba los bosques nativos analizados, estos resultados podrían indicar que la probabilidad de ocupación no está directamente relacionada con el tipo de modificación antrópica del entorno, por lo menos no ha esta escala o en términos de probabilidad de ocupación. Esto contrasta con lo predicho en este capítulo, aunque sería necesario profundizar en futuros estudios para comprender mejor los factores que influyen en la distribución.

El zorro gris fue la única especie para la cual la presencia de otro carnívoro no mejoró el ajuste del modelo. Por su parte, el mano pelada y el zorro perro que presentan tamaños corporales similares (Gatti et al., 2006), presentaron una interacción espacial negativa, lo que sugiere una posible segregación espacial como estrategia de evitación mutua o una respuesta distinta a algún factor no medido. Otros factores, como la variabilidad del

hábitat y la densidad poblacional, también podrían influir en esta interacción, pero se requieren investigaciones adicionales para comprender completamente este patrón. Finalmente, la ocupación del zorrillo mostró una relación positiva con la presencia del gato montés, lo que podría indicar que, al tener diferentes nichos ecológicos y presas, estas especies coexisten sin competir directamente por los mismos recursos (Eisenberg y Redford, 1999; Dragoo, 2009; Kasper et al., 2009; Castillo et al., 2011).

Los resultados obtenidos en este capítulo proporcionan información sobre la ecología y la interacción espaciales de los mesocarnívoros en un entorno agroganadero en Uruguay, lo que proporciona una muy buena información para pensar planes de conservación en áreas antropizadas.

Gato montés (*Leopardus geoffroyi*)

Discusión general

Las actividades humanas, como la ganadería, la agricultura y la forestación, han transformado profundamente los paisajes uruguayos (Brazeiro et al., 2020; Baeza et al., 2022), afectando a diversas especies, incluidos los mesocarnívoros (Brazeiro, 2014; González, 2022). Esta tesis busca contribuir al conocimiento sobre los mesocarnívoros en Uruguay, aportando información sobre su diversidad y composición, los patrones espacio-temporales y el uso de los bosques nativos dentro de una matriz agroganadera.

En cuanto a la diversidad y composición de la comunidad de mesocarnívoros**,** se registró una comunidad diversa con una alta equidad, en la que se destacan como especies dominantes el zorro perro (*Cerdocyon thous*), el gato montés (*Leopardus geoffroyi*) y el zorrillo (*Conepatus chinga*). La ausencia de relaciones estadísticamente significativas entre el zorro perro y el gato montés con las variables ambientales analizadas podría atribuirse a su alta flexibilidad ecológica y tolerancia a distintas condiciones del paisaje (Lucherini et al., 2005; Castillo et al., 2008, 2019). En contraste, la baja frecuencia de registros de especies como el margay (*Leopardus wiedii*) y el mano pelada (*Procyon cancrivorus*) podría estar relacionada con mayores requerimientos ecológicos, menor abundancia o bien con limitaciones metodológicas (Emmons y Feer. 1997; Arispe et al., 2008; Tortato et al., 2013; Oliveira et al., 2015)

Respecto al patrón temporal de actividad, se analizaron seis especies considerando variables como la hora del día, el solapamiento temporal, la presencia humana y de animales domésticos, la estacionalidad y la luminosidad lunar. En primer lugar, se observó un gradiente temporal entre las especies que sugiere un cierto grado de segregación horaria, lo cual facilitaría su coexistencia. En segundo lugar, la separación temporal entre el mano pelada y el zorro perro podría indicar competencia o evitación activa, aunque también puede explicarse por diferencias fisiológicas o preferencias ecológicas. En tercer lugar, la mayoría de las especies mostraron un comportamiento elusivo frente a la presencia humana, ajustando sus patrones de actividad para minimizar el contacto. En cuarto lugar, se registró una mayor frecuencia de actividad durante la primavera y el verano para todas las especies, lo que podría estar relacionado con una mayor disponibilidad de recursos o con la estacionalidad de su reproducción. Finalmente, sólo el zorrillo mostró una relación significativa con la luminosidad lunar, lo cual sugiere que ajusta su actividad en función de las fases de la luna.

En cuanto al patrón espacial, se observaron diferencias marcadas entre especies: el zorro gris y el zorrillo mostraron preferencia por áreas abiertas, el margay por bosques densos, y el mano pelada se asoció a ambientes como los humedales. Las interacciones espaciales como la relación positiva entre el zorro perro y el zorro gris y la segregación entre el zorro perro y el mano pelada ofrecen pistas sobre la coexistencia y competencia por recursos en un entorno agroganadero. Por último, la escasa detección del hurón y el lobito de río podría explicarse por su biología críptica y solitaria, bajas densidades poblacionales o limitaciones en la metodología utilizada.

Conclusiones finales

1. Si consideramos que el Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SNAP) de Uruguay cubre menos del 1,5% del territorio nacional, la proporción más baja en América del Sur (Soutullo y Gudynas, 2006), se denota la necesidad de ampliar los estudios biológicos a lo largo de paisajes productivos, con miras a la conservación de la biodiversidad, enfocándose en los bosques nativos dentro de una matriz agroganadera. Por otra parte, es una realidad la escasez de información y/o políticas que faciliten la planificación a largo plazo de la gestión de los ambientes naturales basada en evidencia científica (Grattarola et al., 2020), por lo que la presente investigación, así como otras que se desarrollan en el país, pretenden brindar información actual a las distintas condiciones ambientales presentes, que permitan llenar los vacíos mencionados.

2. El uso de cámaras trampa, permitió identificar ocho de las diez especies de mesocarnívoros reportadas en el país, con variadas preferencias de hábitat y distintas categorías de amenaza, especies Casi Amenazadas como el margay y el lobito de río (González et al., 2013). Estos carnívoros enfrentan presiones significativas debido a la transformación de su hábitat natural y su presencia subraya la importancia de los esfuerzos de conservación. Las especies dominantes, como el zorro perro y el gato montés, muestran una flexibilidad ecológica significativa.

3. La interacción con los humanos también fue un factor relevante. Se observó una relación negativa entre la presencia de los y las investigadores/as y la detección de ciertas especies, lo que sugiere que la actividad humana puede alterar el

comportamiento de los mesocarnívoros. No obstante, se encontró mayor actividad de algunas especies durante las épocas reproductivas, lo que resalta la importancia de considerar estos ciclos en estudios futuros.

4. Los resultados obtenidos servirán como base para investigaciones futuras orientadas a la conservación de estas especies, evidenciando la necesidad de continuar profundizando en los estudios sobre la fauna silvestre y su interacción con las actividades humanas. Asimismo, podrían contribuir en la gestión y la conservación de estas especies, ya que al comprender cómo interactúan y se distribuyen en estos paisajes, se pueden desarrollar estrategias más efectivas para mitigar los impactos negativos de la actividad productiva en la fauna silvestre.

5. Se identifican una serie de lineamientos clave con aplicación directa en la conservación de los mesocarnívoros en paisajes agroganaderos del noreste de Uruguay, que pueden posiblemente expandirse o emplearse como referencia para otros sitios del país y la región.

    - En primer lugar, se propone la zonificación de usos del suelo que contemple la protección efectiva de remanentes de bosque nativo y humedales, dado que estas formaciones se revelaron como hábitats prioritarios para especies como el margay y el mano pelada, las cuales mostraron mayor ocupación en ambientes con estructura vegetal compleja y alta disponibilidad de recursos.
    - En segundo lugar, se recomienda la implementación de medidas de mitigación de disturbios antrópicos, en particular la regulación del tránsito humano y la circulación de perros domésticos en áreas sensibles, ya que la presencia de estas presiones fue negativamente asociada con la ocupación de varias especies, sugiriendo su potencial como factores de exclusión o alteración del comportamiento.
    - En tercer lugar, se destaca la necesidad de establecer programas de monitoreo focalizado, orientados a repetir este tipo de muestreo sistemático en zonas que estén atravesando procesos intensivos de transformación del uso del suelo, como la expansión agrícola o forestal, con el objetivo de anticipar o detectar cambios en la composición y estructura de las comunidades de carnívoros.

- Por último, se considera fundamental el desarrollo de planes de conservación específicos para especies poco conocidas pero relevantes desde el punto de vista ecológico y de conservación, como el margay, cuya detección en esta región, y en otros sitios de Uruguay, sugiere una distribución más amplia de lo previamente documentado, pero también alerta sobre su vulnerabilidad ante la pérdida de hábitats boscosos y la falta de conocimiento ecológico sobre la especie.

Estos lineamientos pueden integrarse a estrategias de manejo sustentable del territorio, contribuyendo a compatibilizar la producción con la conservación de la biodiversidad nativa.

Estudios a futuro

1. Comparar las dinámicas espacio-temporal de los mesocarnívoros entre áreas con distintos tipos de uso del suelo, con y sin ganado, áreas cultivadas y no cultivadas, que permitan tener una visión más completa de la influencia del ambiente sobre las especies analizadas.
2. En el caso específico del margay, el área de estudio podría ser propicia para realizar futuras investigaciones más detalladas que contribuyan al entendimiento de la ecología de esta especie.
3. Analizar con mayor precisión la interacción entre el zorro perro y el mano pelada.
4. Un estudio que contemplen estrategias metodológicas específicas para especies de baja detectabilidad, como el hurón y el lobito de río.

Bibliografía

Agostinelli, C. & U. Lund, 2017. R package 'circular': Circular Statistics (version 0.4-93).

Albanesi. S.A, Jayat, J.P. & A.D. Brown, 2016. Patrones de actividad de mamíferos de medio y gran porte en el pedemonte de yungas del noroeste argentino. Mastozoología Neotropical, 23(2): 335-358.

Andrade-Núñez, M.J. & T. M. Aide, 2010. Effects of habitat and landscape characteristics on medium and large mammal species richness and composition in northern Uruguay. Zoologia, 27(6): 909-917.

Araujo, M. S. 2004. Estudio radiotelemétrico del patrón de actividad del zorro gris pampeano Pseudalopex gymnocercus en el Parque Provincial E. Tornquist. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional del Sur,. Bahía Blanca. Argentina.

Arispe, R., Venegas, C. & D. Rumiz, 2008. Abundancia y patrones de actividad del mapache (*Procyon cancrivorus*) en un bosque chiquitano de Bolivia. Mastozoología Neotropical. 15(2): 323-333.

Avrin, A.C., Pekins, C.E., Wilmers. C.C., Sperry. J.H. & M. L. Allen. 2023. Can a mesocarnivore fill the functional role of an apex predator? Ecosphere. 14: e4383.

Azevedo, F. C., Lemos, F. G., Freitas-Junior, M. C., Rocha, D. G. & F. C. C. Azevedo, 2018. Puma activity patterns and temporal overlap with prey in a human-modified landscape at Southeastern Brazil. Journal of Zoology. 305: 246–255.

Baeza, S., Vélez-Martin, E., De Abelleyra D., Banchero, S., Gallego, F., Schirmbeck, J., Veron, S., Vallejos, M., Weber, E., Oyarzabal, M., Barbieri, A., Petek, M., Guerra Lara M., Sarrailhé, S., Baldi, G., Bagnato. C., Bruzzone, L., Ramos, S. & H. Hasenack, 2022. Two decades of land cover mapping in the Río de la Plata grassland region: the MapBiomas Pampa initiative. Remote Sensing Applications: Society and Environment. DOI: 10.1016/j.rsase.2022.100834.

Batschelet. E. 1981. Circular statistics in biology: Academic Press. New York.

Berta, A., 1982. *Cerdocyon thous*. Mammalian Species, 186: 1-4.

Beschta, R. L. & W. J. Ripple. 2009. Large predators and trophic cascades in terrestrial

ecosystems of the Western United States. Biological Conservation, 142: 2401–14.

Benítez-López, A., Santini, L., Schipper, A.M., Busana, M. & M.A. Huijbregts, 2019. Intact but empty forests? Patterns of hunting-induced mammal defaunation in the tropics. PLoS Biology 17(5): e3000247. https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3000247.

Benson, J. F., Mahoney, P. J., Murphy, S. M. & J.S. Laufenberg, 2021. Using camera traps to estimate mammal density: Integrating occupancy models and spatial capture-recapture methods. Wildlife Monographs, 208(1), 1–56. https://doi.org/10.1002/wmon.1051

Betts, M. G., Hadley, A. S., Rodenhouse, N. L. & J. J. Nocera, 2008. Social information trumps vegetation structure in breedingsite selection by a migrant songbird. Proceedings of the Royal Society of London. Series B. 275: 2257-2263.

Bianchi, R. C., Rosa. A. F., Gatti, A. & S. L. Mendes, 2011. Diet of margay. *Leopardus wiedii*. and jaguarundi. *Puma yagouaroundi*. (Carnivora: Felidae) in Atlantic Rainforest. Brazil. Zoologia, 28(1): 127–132.

Bianchi, R. C., Olifiers, N., Gompper, M. E. & G. Mourão, 2016. Niche Partitioning among Mesocarnivores in a Brazilian Wetland. PLoS ONE. 11(9): e0162893, doi:10.1371/journal.pone.0162893.

Botts. R.T., Eppert, A. A., Wiegman, T. J., Blankenship, S. R., Rodriguez, A., Wagner, A. P., Ullrich, S. E., Allen, R., Garley, W., Asselin, E.M. & M.S. Mooring, 2020. Does Moonlight Increase Predation Risk for Elusive Mammals in Costa Rica? Tropical Conservation Science Volume 13: 1–21.

Botts. R.T., Eppert, A. A., Wiegman, T. J., Rodriguez, A., Blankenship, S.R., Asselin, E.M. et al., 2020. Circadian activity patterns of mammalian predators and prey in Costa Rica. Journal of Mammalogy, 101, 1313–1331.

Bou. N., Cuyckens, G.A.E., González, E.M. & M. Meneghel, 2019. Conservation planning in Uruguay based on small felids (*Leopardus* spp.) as umbrella species. Studies on Neotropical Fauna and Environment, 54(3): 169-180.

Bouyer. Y., San Martin, G., Poncin, P., Beudels-Jamar, R.C., Odden, J. & J.D.C.

Linnell, 2015. Eurasian lynx habitat selection in human-modified landscape in Norway: Effects of different human habitat modifications and behavioral states. Biological Conservation, 191: 291-299.

Brazeiro, A. 2014. Los bosques de Uruguay y sus servicios ecosistémicos. En: Memoria de los Foros Técnicos sobre servicios ecosistémicos en Uruguay. (Ed. Caballero N.). IICA. Montevideo: IICA. pp. 19-23.

Brazeiro, A., Achkar, M., Toranza, C. & L. Bartesaghi, 2020. Agricultural expansion in Uruguayan grasslands and priority areas for vertebrate and woody plant conservation. Ecology and Society, 25(1):15. https://doi.org/10.5751/ES-11360-250115.

Bridges, A. S. & A. J. Noss, 2011. Behavior and Activity Patterns. En: Camera Traps in Animal Ecology Methods and Analyses. (Eds. O'Connell. A. F.; J. D. Nichols & K. U. Karanth), pp 57- 70, Springer. London.

Bu, H. Wang, F., McShea, W.J., Lu, Z., Wang, D. & S. Li, 2016. Spatial Co-Occurrence and Activity Patterns of Mesocarnivores in the Temperate Forests of Southwest China. PLoS ONE, 11(10): e0164271, doi:10.1371/journal.pone.0164271.

Bueno, A. & J. C. Motta- Junior, 2004. Food habits of two syntopic canids, the maned wolf (*Chrysocyon brachyurus*) and the crab eating fox (*Cerdocyon thous*), in southeastern Brazil. Revista Chilena de Historia Natural, 77: 5-14

Burnham, K. P. & D. R. Anderson, 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach, Springer, New York, 488pp.

Burton, A.C., Neilson, E., Moreira, D., Ladle, A., Steenweg, R., Fisher, J.T., Bayne, E. & S. Boutin, 2015. REVIEW Wildlife camera trapping: a review and recommendations for linking surveys to ecological processes. Journal of Applied Ecology, 52:675–685.

Cáceres, N. C., 2004. Occurrence of *Conepatus chinga* (Molina) (Mammalia. Carnivora. Mustelidae) and other terrestrial mammals in the Serra do Mar. Paraná. Brazil. Revista Brasileira de Zoologia, 21(3): 577-579.

Carbone, C., Christie, S., Coulson, T., Franklin, N., Ginsberg, J., Griffiths, M., Holden, J., Kawanishi, K., Kinnard, M., Laidlaw, R., Lynam, R., Macdonald, A., Martyr,

D,W, McDougal, D., Nath, C., O'Brien, L., Seidensticker, T., Smith, J., Sunquist, D., Tilson, M.R. & W. Shahruddin, 2001. The use of photographic rates to estimate densities of tigers and other cryptic mammals. Animal Conservation, 4: 75-79.

Carroll, C., Noss, R.E. & P.C. Paquet. 2001. Carnivores as focal species for conservation planning in the rocky mountain region. Ecological Applications, 11:961–980.

Caruso, N., Lucherini, M., Fortin, D. & E. B. Casanave, 2016. Species-Specific Responses of Carnivores to Human-Induced Landscape Changes in Central Argentina. PLoS ONE, 11(3): e0150488.

Castillo, D.F., Luengos Vidal, E.M., Lucherini, M. & E. B. Casanave, 2008. First report on the Geoffroy's Cat in a highly modified rural area of the Argentine Pampas. CAT News, 49.

Castillo, D. F., 2010. Ecología espacial, temporal y trófica del zorrino (*Conepatus chinga*) en un área de uso agrícola. Tesis de Doctorado, Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Buenos Aires, Argentina.

Castillo, D.F., Lucherini, M., Luengos Vidal, E.M., Manfredi, C. & E.B. Casanave, 2011. Spatial organization of Molina's hog-nosed skunk (*Conepatus chinga*) in two landscapes of the Pampas grassland of Argentina. Canadian Journal of Zoology. 89: 229–238.

Castillo, D. F., Luengos Vidal, E. M., Caruso, N., Manfredi, C., Lucherini, M. & E.B. Casanave, 2019. Spatial organization and habitat selection of Geoffroy's cat in the Espinal of central Argentina. Mammalian Biology, 94: 30-37.

Castro-Prieto, J. 2009. A multi-scale analysis of habitat use for medium and large mammals in a subtropical riparian forest network in Uruguay. Thesis Master of Science in Biology. Department of biology faculty of natural sciences, University of Puerto Rico.

Cavalli, E. 2019. Efectos de la ganadería sobre la comunidad de mamíferos de Paso Centurión, Cerro Largo. Tesis de grado, Universidad de la República (Uruguay). Facultad de Ciencias.

Ceron, K., Carvalho, P. S., Möcklinghoff, L. & D. J. Santana, 2020. Diurnal feeding behaviour of crab-eating raccoon upon a paradoxal frog, with a review of its diet.

Acta biológica colombiana. 25(2):359-367.

Chao, A., Gotelli, N.J., Hsieh, T.C., Sander, E.L., Ma, N.H., Colwell, R.K. & M. A, Ellison, 2014. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. Ecological Monographs, 84(1): 45–67.

Chabez, J.C., Pereira, J. A., Massoia, E., Di Giacomo, A.G. & S. Heinonen, 2005. Mamíferos de la Reserva El Bagual. Temas de Naturaleza y Cconservación - Monografía de Aves Argentinas, 4: 467-499.

Chen, Y., Liu, B., Fan, D., & S. Li, 2023. Temporal response of mesocarnivores to human activity and infrastructure in taihang mountains, central north china: shifts in activity patterns and their overlap. Animals 13:688. https://doi.org/10.3390/ani13040688.

Coitiño, H. 2015. Distribución potencial de cuatro especies de mamíferos terrestres en la provincia biogeográfica de la Pampa. Tesis de Licenciatura en Geografía, Facultad de Ciencias, Uruguay.

Cossíos, D., Beltrán Saavedra, F., Bennet, M., Bernal, N., Fajardo, U., Lucherini, M., Merino, M.J., Marino, J., Napolitano, C., Palacios, R., Perovic, P., Ramirez, Y., Villalba, L., Walker, S. & C. Sillero-Zubiri, 2007. Manual de metodologías para relevamientos de carnívoros alto andinos. Alianza Gato Andino. Buenos Aires, Argentina.

Cravino, A., 2014. El ensamble de carnívoros (Orden Carnívora) del área protegida Parque Nacional San Miguel (Rocha, Uruguay): uso de hábitat, dieta y valor indicador. Tesina para optar por el grado de Licenciado en Ciencias Biológicas Profundización en Ecología. www.bib.fcien.edu.uy.

Cravino, A., Brazeiro, A., Fernández, P. & M. Ruíz, 2017. Ampliación de la distribución del margay *Leopardus wiedii* (mammalia: carnivora: felidae) en Uruguay. Boletin Sociedad. Zoologica del Uruguay (2ª época). 26 (1): 23-26.

Cravino, A., 2022. Mamíferos en paisajes forestados de Uruguay: diversidad, uso de hábitat y patrones de actividad. Tesis Doctorado, Pedeciba, Uruguay

Cravino, A. & A. Brazeiro, 2023. Tick-tock… says the moon and the sun: Daily activity patterns of mid-large-sized mammals in grassland-dominated landscapes afforested with *Eucalyptus*. Austral Ecology, 48(8):1-25.

Cravino, A., Perelló, A. & A. Brazeiro, 2024. Livestock–wildlife interactions: key aspects for reconnecting animal production and wildlife conservation. Animal Frontiers, 14(1):13-19.

Crooks, K.R., 2002. Relative Sensitivities of Mammalian Carnivores to Habitat Fragmentation. Conservation Biology, 16(2): 488-502.

Cruz, M. P., 2012. Densidad, uso del hábitat y patrón de actividad del tapir (*Tapirus terrestris*) en el corredor Verde de Misiones, Argentina. Tesis para Licenciatura en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.

Cruz, M.P., 2017. Distribución, requerimientos de hábitat e interacciones ecológicas de los felinos medianos y pequeños del Bosque Atlántico del Alto Paraná de a provincia de Misiones. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Cruz, M. P., Iezzi, M.E., De Angelo, C., Varela, D., Di Bitetti, M.S., & A. Paviolo, 2018. Effects of human impacts on habitat use, activity patterns and ecological relationships among medium and small felids of the Atlantic Forest. PLoS ONE 13(8): e0200806.

Cuellar, E., Maffei, L., Arispe, R. & A. Noss, 2006. Geoffroy's cats at the northern limit of their range: activity patterns and density estimates from camera trapping in Bolivian dry forests. Studies on Neotropical Fauna and Environment, 41: 169-178.

Dalerum, F., Cameron, E. Z., Kunkel, K. & M. J. Somers, 2009. Diversity and depletions in continental carnivore guilds: implications for prioritizing global carnivore conservation. Biology Letters, 5: 35-38.

Delgado-V, C. A. 2002. Food habitat of the crab-eating fox Cerdocyon thous in the highlands of Eastern Antioquia, Cordillera Central, Colombia. Mammalia, 66(4): 599-602.

Di Bitetti, M. S., Paviolo, A. & C. De Angelo, 2006. Density, habitat use and activity

patterns of ocelots (*Leopardus pardalis*) in the Atlantic Forest of Misiones, Argentina. Journal of Zoology, 270:153-163.

Di Bitetti, M. S., Di Blanco, Y. E., Pereira, J. A., Paviolo, A. & I. Jiménez Pérez, 2009. Time partitioning favors the coexistence of sympatric crab–eating foxes (*Cerdocyon thous*) and pampas foxes (*Lycalopex gymnocercus*). Journal of Mammalogy, 90(2):479-490.

Di Bitetti, M. S., De Angelo, C. D., Di Blanco, Y. & A. Paviolo, 2010. Niche partitioning and species coexistence in a Neotropical felid assemblage. Acta Oecologica, 36: 403- 412.

Di Bitetti, M.S, Iezzi, M.E., Cruz, P., Varela, D. & C. De Angelo, 2020. Effects of cattle on habitat use and diel activity of large native herbivores in a South American rangeland. Journal for Nature Conservation, 58:125900,

Di Bitetti, M. S., Iezzi, M. E., Cruz, P., Cirignoli, S., Varela, D. & C. De Angelo, 2022. Enemies or good neighbors? No indication of spatial or temporal avoidance between two sympatric South American canids. Journal of Zoology. doi:10.1111/jzo.12965.

Díaz- Pulido, A. & E. Payán Garrido, 2012. Manual de fototrampeo: una herramienta de investigación para la conservación de la biodiversidad en Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt: Panthera Colombia.

DIEA-MGAP, 2021. Anuario Estadístico Agropecuario 2021. Montevideo, Uruguay.

Donadio, E. & S.W. Buskirk, 2006. Diet, morphology and interspecific killing in Carnivora. The American Naturalist, 167(4): 524-536.

Donadio, E. & S. W. Buskirk, 2016. Linking predation risk, ungulate antipredator responses, and patterns of vegetation in the High Andes. Journal of Mammalogy, 97: 966–77.

Donadio, E., Di Martino, S., Aubone, M. & A. J. Novaro, 2001. Activity patterns, home range, and habitat selection of the common hog-nosed skunk, *Conepatus chinga* (Mammalia, Mustelidae), in northwestern Patagonia. Mammalia, 65: 49-54.

Donadio, E., Di Martino, S., Aubone, M. & A. J. Novaro, 2004. Feeding ecology of the Andean hog-nosed skunk (*Conepatus chinga*) in areas under different land use in north-western Patagonia. Journal of Arid Environments, 56: 709-718.

Dragoo, J. W. 2009. Family Mephitidae (Skunks). En: Hand Book of the mammals of the world Vol. 1. Carnivores, (Eds Wilson, D. E. & Mittermeier, R. A.). Lynx Editions, Barcelona. pp. 532-562.

Eisenberg, J.F. & K.H. Redford, 1999. Mammals of the Neotropics - The Central Neotropics: Ecuador, Peru, Bolivia, Brazil. University Chicago Press, Chicago. 609 pp.

Emmons, L. H. & F. Feer, 1997. Neotropical rainforest mammals: a field guide. University of Chicago, Chicago. 308pp.

Emomoto, T., Watabe, R. & M. U. Saito, 2023. Seasonal variation in dietary patterns and trophic niche overlap among three sympatric medium-sized carnivores in a cool-temperate zone. Journal of Vertebrate Biology, 72:(23021).

Espinosa-Flores, M.E., Lara-Díaz, N.E, Sánchez, E.E & C.A. López-González, 2020. Interacción espacial y temporal entre dos mesocarnívoros en un paisaje antropizado del centro de México. Ecosistemas y Recursos Agropecuarios 7(1): e2089. DOI:10.19136/era.a7n1.208.

Etchebarne, E. & A. Brazeiro, 2016. Effects of livestock exclusion in forests of Uruguay: Soil condition and tree regeneration. Forest Ecology and Management, 362:120-129.

Ewers, R.M. & R.K. Didham, 2005. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. Biological Reviews, 81: 117–142.

Faria-Corrêa, M., Balbueno, R. A., Vieira, E. M. & T. R.O. de Freitas, 2008. Activity, habitat use, density, and reproductive biology of the crab-eating fox (*Cerdocyon thous*) and comparison with the pampas fox (*Lycalopex gymnocercus*) in a Restinga area in the southern Brazilian Atlantic Forest. Mammalian Biology, 74: 220-229.

Fedriani, J.M., Fuller, T. K., Sauvajot, R. M. & E. C. York, 2000. Competition and intraguild predation among three sympatric carnivores. Oecologia, 125:258-270.

Fernández de Gatta, M. V., 2017. Systematic review of mammalian activity patterns and common factors thought to influence activity patterns. MSc Research Project Report.

Ferreira, A.S., Peres, C. A., Norfolk, A., Bogoni, J. A. & C. Cassano, 2018. Use of agroecosystem matrix habitats by mammalian carnivores (Carnivora): a global-scale análisis. Mammal Review, 48:312–327.

Fiske, I. & R. Chander, 2015. Overview of unmarked: an R package for the análisis of data from unmarked animals.

Flores, L. D., 2022. Patrón de actividad de mamíferos en la localidad de Paso Centurión, Cerro Largo. Tesis de grado de Licenciatura en Ciencias Biológicas. Universidad de la República, Uruguay.

Foster, V.C., Sarmento, P., Sollmann, R., Torres, N.M., Jácomo, A.T.A., Negroes, N., Fonseca, C. & L. Silveira, 2013. Jaguar and puma activity patterns and predator-prey interactions in four Brazilian biomes. Biotropica, 45: 373-379.

Galetti, M. & I. Sazima, 2006. Impacto de cães ferais em um fragmento urbano de Floresta Atlântica no sudeste do Brasil. Natureza & Conservação, 4(1):58–63.

Garcia, V. & M. J. Kittlein, 2005. Diet, habitat use, and relative abundance of pampas fox (*Pseudalopex gymnocercus*) in northern Patagonia, Argentina. Mammalian Biology, 70(4): 218-226.

Gatti, A., Bianchi, R., Rosa, C. R. & S. L. Mendes, 2006. Diet of two sympatric carnivores, *Cerdocyon thous* and *Procyon cancrivorus*, in a restinga area of Espirito Santo State, Brazil. Journal of Tropical Ecology, 22: 227-230.

Gaynor, K. M., Hojnowski, C.E., Carter, N.H. & J.S. Brashares, 2018. The influence of human disturbance on wildlife nocturnality, Science 360: 1232–1235.

Gaynor, K.M., Brown, J.S., Middleton, A.D., Power, M.E. & J.S. Brashares, 2019. Landscapes of fear: spatial patterns of risk perception and response. Trends in Ecology & Evolution, 34:355–368.

Gehring, T.M, & R.K Swihart, 2003. Body size, niche breadth, and ecologically scaled responses to habitat fragmentation: mammalian predators in an agricultural landscape. Biological Conservation, 109: 283–295.

Gerber, B. D., Karpanty, S.M. & J. Randrianantenaina, 2012. Activity patterns of carnivores in the rain forests of Madagascar: implications for species coexistence. Journal of Mammalogy, 93(3): 667–676.

Gibson, L. A. 2011.The importance of incorporating imperfect detection in biodiversity assessments: a case study of small mammals in an Australian region. Diversity and Distributions, 17: 613-623.

Gomez, H., Wallace, R.B., Ayala, G. & R. Tejada, 2005. Dry season activity periods of some Amazonian mammals. Studies on Neotropical Fauna and Environment, 40(2): 91-95.

Gompper, M.E, Lesmeister, D.B, Ray, J.C, Malcolm, J. R. & R.Kays, 2016. Differential Habitat Use Carnivore Community? PLoS ONE 11(1): e0146055. doi:10.1371/journal.pone.0146055.

González, J. 2022. Efectos del ganado sobre el ensamble de mamíferos de mediano y gran porte en bosques del Uruguay: diversidad, uso de hábitat y actividad. Tesina de grado, Universidad de la República, Uruguay.

González, E. M. & J. A. Martínez Lanfranco, 2010. Mamíferos de Uruguay. Guía de campo e introducción a su estudio y conservación. Banda Oriental, Vida Silvestre & MNHN. Montevideo, 463 pp.

González E.M, Martínez-Lanfranco, J.A., Juri, E., Rodales, A.L., Botto, G. & A Soutullo, 2013. Mamíferos. Pp. 175-207, En: Especies prioritarias para la conservación en Uruguay. Vertebrados, moluscos continentales y plantas vasculares. (Eds. Soutullo A, C Clavijo & J.A. Martínez-Lanfranco), pp 177-197.snap/dinama/mvotma y dicyt/mec, Montevideo.

González, E. M., Bou, N., Cravino, A. & R. Pereira-Garbero, 2016. Qué sabemos y qué nos dicen los conflictos entre félidos y humanos en Uruguay. En: II. Conflictos entre felinos y humanos en América Latina. Serie Editorial Fauna Silvestre Neotropical. (Eds. Castaño-Uribe, C., C. A. Lasso, R. Hoogesteijn, A. Diaz-Pulido & E. Payán), pp 237-249. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH), Bogotá, Colombia.

Grattarola, F., Martínez-Lanfranco, J.A., Botto, G., Naya, D.E., Maneyro, R. Mai, P.,

Hernández, D., Laufer, G., Ziegler, L., González, E.M., da Rosa, I., Gobel, N., González, A., González, J., Rodales, A. L & D. Pincheira-Donoso, 2020. Multiple forms of hotspots of tetrapod biodiversity and the challenges of open-access data scarcity. Scientifc Reports, 10:22045, https://doi.org/10.1038/s41598-020-79074-8.

Hammer, Ø., Harper, D.A.T. & P.D. Ryan, 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. Palaeontologia Electronica, 4(1):1-9.

Harmsen, B. J., Foster, R.J., Silver, S.C., Ostro, L. E.T. & C.P. Doncaster, 2011. Jaguar and puma activity patterns in relation to their main prey. Mammalian Biology, 76: 320- 324.

Harmsen, B.J, Saville, N. & R.J. Foster, 2021. Long-term monitoring of margays (*Leopardus wiedii*): Implications for understanding low detection rates. PLoS ONE 16(3): e0247536.

Harris, N.L., Gibbs, D.A., Baccini, A., Birdsey, R.A., de Bruin, S., Farina, M., Fatoyinbo, L., Hansen, M.C., Herold, M., Houghton, R.A., Potapov, P.V., Suarez, D.R., Roman-Cuesta, R.M., Saatchi, S.S., Slay, C.M., Turubanova, S.A. & A.Tyukavina, 2021. Global maps of twenty-first century forest carbon fluxes. Nature Climate Change, *11*(3), 234–240. https://doi.org/10.1038/s41558-020-00976-6.

Helgen, K. & M. Schiaffini, 2016. *Galictis cuja*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T41639A45211832.

Hill, M.O., 1973. Diversity and Evenness: a Unifying Notation and Its Consequences. Ecology, 54: 427-432.

Hipólito, J., Pérez, M. & L. González, 2016. Respuestas de la fauna a la modificación del hábitat: un análisis en zonas rurales y urbanas. Revista de Ecología y Conservación, 12(3), 45–58.

Houa, N. A., Cappelle, N., Bitty, E.A., Normand, E., Kablan, Y. A. & C. Boesch, 2022. Animal reactivity to camera traps and its effects on abundance estimate using distance sampling in the Taï National Park, Côte d'Ivoire. PeerJ 10: e13510.

Hsieh, T. C., Ma, K. H. & A. Chao, 2016. iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). Methods in Ecology and Evolution. 7:1451–1456.

Hunter, J & T. Caro, 2008. Interspecific competition and predation in American carnivore families. Ethology Ecology & Evolution, 20: 295-324.

Jácomo, A. T., Silveira, L. & J. A. F. Diniz-Filho, 2004. Niche separation between the maned wolf (*Chrysocyon brachyurus*), the crab eating fox (*Dusicyon thous*) and the hoary fox (*Dusicyon vetulus*) in central Brazil. Journal of Zoology (London), 262: 99-10.

Johnson, A., Vongkhamheng, C. & T. Saithongdam, 2009. The diversity, status and conservation of small carnivores in a montane tropical forest in northern Laos. Oryx, 43(4): 626-633.

Jost, L., 2007. Partitioning diversity into independent alpha and beta components. Ecology, 88:2427-2439.

Jost, L., 2010. The relation between evenness and diversity. Diversity, 2, 207–232.

Karanth, K.U. & M. E. Sunquist, 2000. Behavioural correlates of predation by tiger (*Panthera tigris*), leopard (*Panthera pardus*) and dhole (*Cuon alpinus*) in Nagarahole India. Journal of Zoology, 250: 255-265.

Kasper, C.B., Rodrigues, M.L.F., Cavalcanti, G.N., Freitas, T.R.O., Rodrigues, F.H.G., Oliveira, T.G. & E. Eizirik, 2009. Recent advances in the knowledge of Molina's Hog-nosed Skunk *Conepatus chinga* and Striped Hog-nosed Skunk *C. semistriatus* in South America. Small Carnivore Conservation, 41: 25-28.

Kasper, C.B., Bastazini, V.A.G., Soares, J.B.G. & T.R.O. Freitas, 2012a. Abundance of *Conepatus chinga* (Carnivora, Mephitidae) and other medium-sized mammals in grasslands of southern Brazil. Iheringia, 102(3): 303-310.

Kasper, C.B., Soares, J.B.G. & T.R.O. Freitas, 2012b. Differential patterns of home-range, net displacement and resting sites use of *Conepatus chinga* in southern Brazil. Mammalian Biology, 77(5): 358-362.

Kupfer, J.A., Malanson, G.P. & S.B. Franklin, 2006. Not seeing the ocean for the islands: the mediating influence of matrixbased processes on forest

fragmentation effects. Global Ecology and Biogeography 15: 8–20.

Langguth, A., 1975. Ecology and Evolution in the South American Canids. En: The Wild Canids: Their Systematics, Behavioral Ecology and Evolution. (Ed. Fox, M.W) pp. 192-206. Van Nostrand Reinhold Co., New York.

Leuchtenbergera, C., de Oliveira, Ê.S., Cariolatto, L.P. & C.B. Kasper, 2018. Activity pattern of medium and large sized mammals and density estimates of *Cuniculus paca* (Rodentia: Cuniculidae) in the Brazilian Pampa. Brazilian Journal of Biology, 78(4): 697-705.

Lewis, J. S., Bailey, L.L., VandeWoude, S. & K. R. Crooks, 2015. Interspecific interactions between wild felids vary across scales and levels of urbanization. Ecology and Evolution, 5(24): 5946-5961.

Linkie, M. & M.S. Ridout, 2011. Assessing tiger-prey interactions in Sumatran rainforests. Journal of Zoology, 284(3): 224-223.

Linnell, J.D. & O. Strand, 2000. Interference interactions, co-existence and conservation of mammalian carnivores. Diversity and Distributions, 6: 169-176.

Long, R. A., MacKay, P., William, J. Z. & J.C. Ray, 2008. Noninvasive survey methods for carnivores. Island Press. Washington, DC. 385 pp.

Lucherini, M. & E. M. Luengos, 2008. *Lycalopex gymnocercus*. Mammalian Species, 820: 1-9.

Lucherini, M., Pessino, M. & A. A. Farias. 2004. Pampas fox. En: Canids: foxes, wolves, jackals, and dogs. Status survey and conservation action plan (Eds. C. Sillero-Zubiri, M. Hoffman, and D. W. Macdonald). International Union for Conservation of Nature and Natural Resources/Species Survival Commission Canid Specialist Group, Gland, Switzerland. Pp. 63-68.

Lucherini, M., Manfredi, C., Soler, L., Luengos Vidal, E., Castillo, D. & E. Casanave, 2005. Notes on the spatial ecology of the Geoffroy's cat in the Pampas. Cat News, 43: 27- 28.

Lucherini, M., Manfredi, C., Luengos, E., Mazim, F. D., Soler, L. & E. Casanave, 2006. Body mass variation in the Geoffroy's cat (*Oncifelis geoffroyi*). Revista Chilena de Historia Natural, 79: 169-174.

Lucherini, M., Reppucci, J. I., Walker, R. S., Villalba, M. L., Wurstten, A., Gallardo,

G., Iriarte, A., Villalbos, R. & P. Perovic, 2009. Activity pattern segregation of carnivores in the high Andes. Journal of Mammalogy, 90(6): 1404-1409.

Luengos, E. M. 2009. Organización espacial de Pseudalopex gymnocercus en los pastizales pampeanos. Tesis de Doctorado en Biología, Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Argentina

Macfadem, M. K. & J. Marinho-Filho. 2002. Diet, habitat use and home ranges of sympatric Canids in Central, Brazil. Journal of Mammalogy, 83(4): 925-933.

Mackenzie, D. I. & J. A. Royle, 2005. Methodological insights. Designing occupancy studies: general advice and allocating survey effort. Journal of Applied Ecology, 42, 1105-1114.

MacKenzie, D. I.; J. D. Nichols; G. B. Lachman; S. Droege; J. A. Royle & C. A. Langtimm, 2002. Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. Ecology, 83(8): 2248-2255.

MacKenzie, D. I., Nichols, J. D., Hines, J.E. Knutson, M.G. & A. B. Franklin, 2003. Estimating site occupancy, colonization, and local extinction when a species is detected imperfectly. Ecology, 84(8): 2200-2207.

MacKenzie, D. I., Bailey, L.L. & J. D. Nichols, 2004. Investigating species co-occurrence patterns when species are detected imperfectly. Journal of Animal Ecology, 73: 546- 555.

MacKenzie, D. I., Nichols, J. D., Royle, J. A., Pollock, K. H., Bailey, L. L. & J. E. Hines, 2006. Occupancy estimation and modeling: Inferring patterns and dynamics of species occurrence. Academic Press, London, 244 pp.

Maffei, L., Cuellar, E. & A. J. Noss, 2002. Uso de trampas cámaras para la evaluación de los mamíferos en el ecotono chaco-chiquitania. Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental, 11: 55-65.

Maffei, L., Paredes, R., Segundo, A. & A. Noss. 2007. Home range and activity of two sympatric fox species in the Bolivian Dry Chaco. Canid News 10.4.

Manfredi, C., Lucherini, M., Canepuccia, A. & E. Casanave, 2004. Geographical variations in the diet composition of the Geoffroy's cat (*Oncifelis geoffroyi*) in the pampas. Journal of Mammalogy, 85: 1111-1115.

Manfredi, C., Soler, L., Lucherini, M. & E. Casanave, 2006. Home range and habitat use of Geoffroy's cat (*Oncifelis geoffroyi*) in wet grassland in Argentina. Journal of Zoology (London), 268: 381-387.

Manfredi, C., Lucherini, M., Soler, L., Baglioni, J., Luengos, E. & E. Casanave, 2011. Activity and movement patterns of Geoffroy's cat in the grasslands of Argentina. Mammalian Biology, 76: 313-319.

Manly, B. F. J., McDonald, L. L., Thomas, D. L., McDonald, T. L. & W. P. Erickson, 2002. Resource selection by animals: Statistical design and analysis for field studies (2nd ed.). Kluwer Academic Publishers.

Manly, B.F.J, McDonald, L.L., Thomas, D.L., McDonald, T.L. & W.P. Erickson, 2011. Resource Selection by Animals: Statistical Design and Analysis for Field Studies. 2 ed. Netherlands: Springer.

Mattisson, J., Persson, J., Andèn, H. & P. Segerström, 2011. Temporal and spatial interactions between an obligate predator, the Eurasian lynx (*Lynx lynx*), and a facultative scavenger, the wolverine (*Gulo gulo*). Canadian Journal of Zoology, 89: 79-89.

McKinney, M.L., 2002. Urbanization, Biodiversity, and Conservation. BioScience, 52(10): 883-890.

Millennium Ecosystem Assessment, 2005. Ecosystems and Human Well-being: Synthesis. Island Press, Washington, DC.

Medel, R. G. & F. Jaksic, 1988. Ecología de los cánidos sudamericanos: una revisión. Revista Chilena de Historia Natural, 61: 67-79.

Meredith, M. & M.S. Ridout, 2016. Overlap: Estimates of coefficient of overlapping for animal activity patterns. R package version 0.2.4. http://CRAN.Rproject.org/package=overlap.

Moraes, V.M.I. 2007. Crecimiento del Litoral rioplatense colonial y decadencia de la economía misionera: un análisis desde la ganadería. Investigaciones de Historia Económica 3(9): 11-44.

Morris, D. W. 2003. Toward an ecological synthesis: A case for habitat selection. Oecologia, 136(1):1–13.

Ngoprasert, D., Lynam, A. J. & G. A. Gale, 2007. Human disturbance affects habitat use and behaviour of Asiatic leopard Panthera pardus in Kaeng Krachan National Park, Thailand. Oryx, 41(3):343–351.

Nicholson J. M. & F. T. Van Manen, 2009. Using occupancy models to determine mammalian responses to landscape changes. Integrative Zoology, 4: 232-239

Noor, A., Mir, Z.R., Veeraswami, G.G. & B. Habib, 2017.Activity patterns and spatial cooccurrence of sympatric mammals in the moist temperate forest of the Kashmir Himalaya, India. Folia Zoologica, 66 (4): 231-241.

Noss, A., Polisar, J., Maffei, L., Garcia, R. & S. Silver, 2013. Evaluando la densidad de jaguares con trampas cámara. Programa para la Conservación del Jaguar Programa para Latinoamérica y el Caribe Wildlife Conservation Society Bronx, New York, 10460.

Nouvellet, P., Rasmussen, G. S. A., Macdonald, D.W. & F. Courchamp. 2012. Noisy clocks and silent sunrises: measurement methods of daily activity pattern. Journal of Zoology, 286: 179-184.

Nyakatura, K., & O.R.P Bininda-Emonds, 2012. Updating the evolutionary history of Carnivora (Mammalia): a new species-level supertree complete with divergence time estimates. BMC Biology, 10(1):12.

O'Connell, A. F. & L. L. Bailey, 2011. Inference for Occupancy and Occupancy Dynamics. En: Camera Traps in Animal Ecology Methods and Analyses (Eds O'Connell, A. F., J. D. Nichols & K. U. Karanth). Springer, London. 221pp.

Oliveira, T. G., 1998. *Leopardus wiedii*. Mammalian Species, 579: 1-6

Oliveira, T. G., 2011. Ecologia e conservação de pequenos felinos no Brasil e suas implicações para o manejo. Tesis Doctorado. Universidade Federal de Minas Gerais. Belo Horizonte, Brazil.

Oliveira, T. G. & J.A. Pereira, 2014. Intraguild predation and interspecific killing as structuring forces of carnivoran communities in South America. Journal of Mammalian Evolution, 21(4):427–436.

Oliveira, M., Crujeiras, RM & A. Rodríguez-Casal, 2014. NPCirc: un paquete R para métodos circulares no paramétricos. Revista de software estadístico, 61 (9):1–26.

Oliveira, T., Paviolo, A., Schipper, J., Bianchi, R., Payan, E. & S.V. Carvajal, 2015. *Leopardus wiedii*. The IUCN Red List of Threatened Species 2015: e.T11511A50654216.

Oliveira-Santos, L. G. R., Machado-Filho, L. C. P., Tortato, M.A. & L. Brusius, 2009. Influence of extrinsic variables on activity and habitat selection of low land tapirs (*Tapirus terrestris*) in the coastal sand plain shrub, southern Brazil. Mammalian Biology, 75: 219-226

Oliveira-Santos, G.R., Graipel, M.E., Tortato, M.A., Zucco, C.A., Cáceres, N.C. & F. V. B. Goulart, 2012 bundance changes and activity flexibility of the oncilla, *Leopardus tigrinus* (Carnivora: Felidae), appear to reflect avoidance of conflicto. ZOOLOGIA 29 (2): 115–120.

Ozgul, A., Armitage, K.B., Blumstein, D.T., Vanvuren, D.H. & M. K. Oli, 2006. Effects of patch quality and network structure on patch occupancy dynamics of a yellow-bellied marmot metapopulation. Journal of Animal Ecology, 75: 191-202.

Palomares, F. & T. M. Caro, 1999. Interspecific Killing among Mammalian Carnivores. The American Naturalist, 153(5): 492-508.

Paviolo, A., Di Blanco, Y. E., De Angelo, C. D. & M. S. Di Bitetti, 2009. Protection affects the abundance and activity patterns of pumas in the Atlantic forest. Journal of Mammalogy, 90(4): 926-934.

Pedó, E., Tomazzoni, A. C., Hartz, S.M. & A. U. Christoff, 2006. Diet of crab-eating fox, *Cerdocyon thous* (Linnaeus) (Carnivora, Canidae), in a suburban area of southern Brazil. Revista Brasileira de Zoologia, 23 (3): 637-641.

Pereira, J. A., Fracassi, N. G. & M. M. Uhart, 2006. Numerical and spatial responses of Geoffroy's cat (*Oncifelis geoffroyi*) to prey decline in Argentina. Journal of Mammalogy, 87(6): 1132-1139.

Pereira, J. A., Walker, R.S. & A.J. Novaro, 2012. Effects of livestock on the feeding and spatial ecology of Geoffroy's cat. Journal of Arid Environments, 76: 36-42.

Pereira, J. A., Lucherini, M. & T. Trigo, 2015. *Leopardus geoffroyi*, The IUCN Red List of Threatened Species 2015: e.T15310A50657011.

Pérez-Irineo, G. & A. Santos-Moreno, 2013. Riqueza de especies y gremios tróficos de

mamíferos carnívoros en una selva alta del sureste de México. Therya, 4(3): 551-564.

Pérez-Solano, L.A.M, González, M., López-Tello, E. & S. Mandujano, 2018. Mamíferos medianos y grandes asociados al bosque tropical seco del centro de México. Revista de Biologia Tropical, 66(3): 1232-1243.

Perfecto, I. & J. Vandermeera, 2008. Biodiversity Conservation in Tropical Agroecosystems A New Conservation Paradigm. *Annals of the New York Academy of Sciences.* 1134: 173–200.

Peterman, W.E., Crawford, J.A. & A. R. Kuhnsc, 2013. Using species distribution and occupancy modeling to guide survey efforts and assess species status. Journal for Nature Conservation, 21: 114-121.

Porfirio, G., Foster, V.C., Fonseca. C. & P. Sarmentoa, 2016. Activity patterns of ocelots and their potential prey in the Brazilian Pantanal. Mammalian Biology, 81: 511-517.

Prevedello, J. A. & M.V. Vieira, 2010. Does the type of matrix matter? A quantitative review of the evidence. *Biodiversity and Conservation*, 19(5):1205–1223.

Prugh, L. R. & C. D. Golden, 2014. Does moonlight increase predation risk? Meta-analysis reveals divergent responses of nocturnal mammals to lunar cycles. Journal of Animal Ecology, 83: 504-514.

Prugh, L. R. & K. J. Sivy, 2020. Enemies with benefits: Integrating positive and negative interactions among terrestrial carnivores. Ecology Letters, 23: 902–18.

Prugh, L. R., Stoner, C. J., Epps, C. W., Bean, W. T., Ripple, W. J., Laliberte, A. S. & J. S. Brashares, 2009. The Rise of the Mesopredator. BioScience, 59: 779–91.

Purvis, A., Gittleman, J.L., Cowlishaw, G. & G.M. Mace, 2000. Predicting extinction risk in declining species. Proceedings of the Royal Society of London B, 267: 1947–1952.

Quadros, J. & L. A. Monteiro-Filho, 2001. Diet of the Neotropical otter, *Lontra longicaudis*, in an Atlant Forest area, Santa Catarina State, Southern Brazil. Studies on Neotropical Fauna and Environment 36: 15-21.

Queirolo, D., 2016. Diversidade e padrões de distribuição de mamíferos dos campos do uruguai e sul do Brasil. Boletin de la Sociedad Zoológica del Uruguay, 25(2):

92-246.

R Core Team, 2018. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.

Reid, F., Helgen, K. & J.F. González-Maya, 2016. *Procyon cancrivorus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T41685A45216426. http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016- 1.RLTS.T41685A45216426.en

Reis, N., Peracchi, R. A. L., Pedro, W.A. & I. P. Lima, 2006. Mamíferos do Brasil. Londrina, Paraná. 437pp.

Reppucci, J. I., 2012. Ecología y abundancia poblacional del gato andino (*Leopardus jacobita*) y gato del pajonal (*L. colocolo*) en los altos Andes Argentinos. Tesis Doctorado en Biología. Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Argentina.

Rheingantz, M. & C. Trinca, 2015. *Lontra longicaudis*. The IUCN Red List of Threatened Species 2015: e.T12304A21937379.

Rheingantz, M., Waldemarin, H., Rodrigues, L. & T. Moulton, 2011. Seasonal and spatial differences in feeding habits of the Neotropical otter (*Lontra longicaudis*) (Carnivora: Mustelidae) in a costal catchment of southeastern Brazil. Zoologia, 28(1): 37-44.

Richards, S. A. 2002. Temporal partitioning and aggression among foragers: modeling the effects of stochasticity and individual state. Behavioral Ecology, 13(3): 427-438.

Ripple, W. J., Estes, J. A., Beschta, R. L., Wilmers, C. C., Ritchie, E. G., Hebblewhite, M., Berger, J., et al. 2014. Status and Ecological Effects of the World's Largest Carnivores. Science, 343: 1241484.

Ripple, W.J. & R.L. Beschta, 2004. Wolves and the ecology of fear: Can predation risk structure ecosystems? BioScience, 54: 755–766.

Ritchie, E.G & C. N. Johnson, 2009. Predator interactions, mesopredator release and biodiversity conservation. Ecology Letters, 12: 982-998.

Rocha, V. J., Reis, N. & M. L. Sekiama, 2004. Dieta e dispersão de sementes por *Cerdocyon thous* (Linnaeus) (Carnívora, Canidae), em um fragmento florestal no Paraná, Brasil. Revista Brasileira de Zoologia, 21 (4): 871-876.

Rodríguez, M. R. & B. Molina. 2000. El zorro de monte (*Cerdocyon thous*) como agente dispersor de semilla de palma. PROBIDES, Documento de Trabajo, Nº 30, 32 pp.

Roemer, G. W., Gompper, M. E. & B. Van Valkenburgh, 2009. The Ecological Role of the Mammalian Mesocarnivore. BioScience, 59: 165–73.

Romero-Muñoz, A., Maffei, L. Cuellar, E. & A. J. Noss, 2010. Temporal separation between jaguar and puma in the dry forests of southern Bolivia. Journal of Tropical Ecology, 26: 303-311.

Rota, C. T., Ferreira, M. A. R., Kays, R. W., Forrester, T. D., Kalies, E. L., McShea, W. J., Parsons, A. W. & J. J.Millspaugh, 2016. A multispecies occupancy model for two or more interacting species. *Methods in Ecology and Evolution*, 7(10):1164–1173.

Rowcliffe, J. M., Kays, R., Kranstauber, B., Carbone, C. & P. A. Jansen, 2014. Quantifying levels of animal activity using camera trap. Data. Methods in Ecology and Evolution, 5:1179-1179.

Sarmento, P. B., Cruz, J., Eira, C. & C. Fonseca, 2011. Modeling the occupancy of sympatric carnivores in a Mediterranean ecosystem. European. Journal of Wildlife Research, 57: 119-131.

Schiaffini, M., Cravino Mol, A., González, E.M., Martínez-Lanfranco, J.A., Buschiazzo, M., Bou, N., Cosse, M. & S. González, 2023. Carnivorans from uruguay: updated distribution and changes through time. Mastozoología Neotropical, 30(2): e0959,

Scognamillo, D., Maxit, I. E., Sunquist, M. & J. Polisar, 2003. Coexistence of jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) in a mosaic landscape in the Venezuelan llanos. Journal of Zoology, 259: 269-279.

Searle, C.E, Smit, J.B, Cusack, J.J, Strampelli, P., Grau, A. & L. Mkuburo, 2021. Temporal partitioning and spatiotemporal avoidance among large carnivores in a human-impacted African landscape. PLoS ONE 16(9): e0256876.

Soutullo, A. J. & E. Gudynas, 2006. Conservación de la biodiversidad en Uruguay: balance y perspectivas. Montevideo: Facultad de Ciencias, Universidad de la República.

Srbek-Araujo, A. C., Chiarello, A. G. & W. T. Silva, 2017. Efeito de armadilhas fotográficas no comportamento de mamíferos: uma revisão. Revista Brasileira de Zoologia, 34(3): e00025. https://doi.org/10.1590/1678-4685.00025

Steinmetz R, Garshelis, D.L, Chutipong, W. & N. Seuaturien, 2011. The Shared Preference Niche of Sympatric Asiatic Black Bears and Sun Bears in a Tropical Forest Mosaic. PLoS ONE 6(1): e14509. doi:10.1371/journal.pone.0014509

Sunquist, M. & F. Sunquist, 2002. Wild Cats of the World. The University of Chicago Press, Chicago. 462pp.

Suraci, J. P., Gaynor, K.M., Allen, M. L., Alexander, P., Brashares, J. S., Cendejas-Zarelli, S., K. Crooks et al. 2021. El tipo de perturbación y la historia de vida de las especies predicen las respuestas de los mamíferos a los humanos. Global Change Biology, 27: 3718-31.

Torre I., Pulido T., Vilella M. & Díaz M. 2022. Mesocarnivore Distribution along Gradients of Anthropogenic Disturbance in Mediterranean Landscapes. Diversity, 14: 133. DOI: 10.3390/ D14020133.

Tortato, M. A., Gomes de Oliveira, T., Bonjorne de Almeida, L. & B. de Mello Beisiegel, 2013. Avaliação do risco de extinção do Gato-maracajá, *Leopardus wiedii* (Schinz, 1821) no Brasil. Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade.

Travaini, A., Delibes, M. & O. Ceballos, 1998. Summer foods of the Andean hog-nosed skunk (*Conepatus chinga*) in Patagonia. Journal of Zoology, 246: 457-460

Tscharntke, T., Tylianakis, J.M., Rand, T.A., Didham, R.K, Fahrig, L., Batáry, P et al., 2012. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. Biological Reviews 87: 661–685.

Turcatti, S. 2021. Análisis del patrón de actividad y uso de hábitat de tres especies de mesocarnívoros en los pastizales templados de Brasil y Uruguay. Tesis de maestria, PEDECIBA, Universidad de la Republica, Uruguay.

Uruguay XXI, 2022. Sector Agrícola en Uruguay.

Van Dyke, F.G., Brocke, R.H., Shaw, H. G., Ackerman, B.B, Hemker, T.P. & F. G.

Lindzey, 1986. Reactions of Mountain Lions to logging and human activity. The Journal of Wildlife Management, 50(1): 95-102.

Van Schaik, C.P. & M. Griffiths, 1996. Activity periods of Indonesian rain forest mammals. Biotropica, 28: 105-112.

Van Valkenburgh, B. 1989. Carnivore dental adaptations and diet: a study of trophic diversity within guilds. En: Carnivore, behavior, ecology, and evolution (Ed. J.L. Gittleman). Cornell University Press. Nueva York, EE.UU. pp. 410-43.

Vanderhoff, E. N., Hodge, A.M., Arbogast, B.S., Nilsson, J. & T. W. Knowles, 2011. Abundance and activity patterns of the margay (*Leopardus wiedii*) at a mid-elevation site in the eastern Andes of Ecuador. Mastozoología Neotropical, 18(2): 271-279.

Vieira, E. M. & D. Port, 2007. Niche overlap and resource partitioning between two sympatric fox species in southern Brazil. Journal of Zoology, 272: 57-63.

Villarreal, H., Alvárez, M., Córdoba, S., Escobar, F., Fagua, G., Gast, F., Mendoza, H., Ospina, M. & A.M. Umaña, 2006. Métodos para el análisis de datos: una aplicación para resultados provenientes de caracterizaciones de biodiversidad. En: Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt,

Villareal, H. S., Chiarello, A. G. & L.F.B. Oliveira, 2006. Efeitos da fragmentação do habitat sobre a fauna: uma revisão. Revista Brasileira de Zoologia, 23(4):1083–1096.

Ximenez, A., 1975. *Felis geoffroyi*. Mammalian Species, 54: 1–4.

Yanosky, A. & C. Mercolli, 1993. Activity pattern of *Procyon cancrivorus* (Carnivora: Procyonidae) in Argentina. Revista de Biología Tropical. 41 (1): 157-159.

Yoccoz, N. G., Nichols, J.D. & T. Boulinier, 2001. Monitoring of biological diversity in space and time. Trends in Ecology & Evolution, 16(8): 446-453.

Zapata, S.C., Procopio, D.E., Martínez-Peck, R., Zanón, J. I. & A. Travaini, 2008. Morfometría externa y reparto de recursos en zorros simpátricos (*Pseudalopex culpaeus* y *P. griseus*) en el sureste de la Patagonia Argentina. Mastozoología Neotropical, 15(1): 103-111.

Zuñiga, A., Muñoz-Pedreros, A. & A. Fierro, 2009. Uso de hábitat de cuatro carnívoros terrestres en el sur de Chile. Gayana 73(2): 200-210.

Anexo I

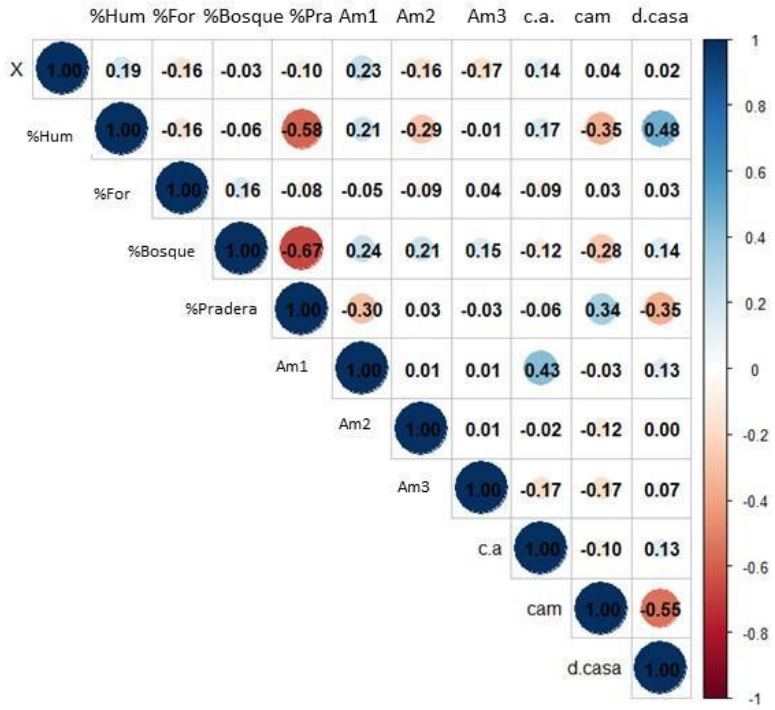

Fig.1 Tabla de correlación de las variables de ocupación. Código de las variables en la tabla 3.1

Tabla 1. Modelos de detección para el gato montés (*Leopardus geoffroyi*)

	nPars	AIC	ΔAIC	AICwt	cumltvW
p(p.perro + p.inv + ep.rep)psi(.)	5	869.58	0.00	0.33	0.33
p(p.inv + ep.rep)psi(.)	4	870.33	0.76	0.23	0.56
p(p. perro + p.inv)psi(.)	4	870.36	0.78	0.22	0.78
p(p. inv)psi(.)	3	871.19	1.61	0.15	0.93
p(p.perro)psi(.)	3	874.47	4.89	0.03	0.96
p(p.perro + ep.rep)psi(.)	4	874.50	4.92	0.03	0.99
p(ep.reo)psi(.)	3	875.89	6.31	0.01	1.00
p(.)psi(.)	2	907.22	37.65	0.00	1.00

Tabla 2. Modelos de detección para el margay (*Leopardus wiedii*)

	nPars	AIC	ΔAIC	AICwt	cumltvWt
p(p.perro)psi(.)	3	552.80	0.00	0.49	0.49
p(p.perro + p. inv)psi(.)	4	554.82	2.01	0.18	0.67
p(p.perro + ep. rep)psi(.)	4	554.89	2.08	0.17	0.84
p(p.perro + p.inv + ep. rep)psi(.)	5	556.93	4.13	0.06	0.90
p(.)psi(.)	2	557.38	4.58	0.05	0.95
p(p. inv)psi(.)	3	559.07	6.27	0.02	0.98
p(ep. rep)psi(.)	3	559.49	6.69	0.02	0.99
p(p.inv + ep. rep)psi(.)	4	561.22	8.42	0.01	1.00

Tabla 3 Modelos de detección para el zorro perro (*Cerdocyon thous*)

	nPars	AIC	ΔAIC	AICwt	cumltvWt
p(p.perro + p. inv)psi(.)	4	1006.35	0.00	0.44	0.44
p(p. inv)psi(.)	3	1007.27	0.92	0.28	0.72
p(p.perro + p. inv + ep. rep)psi(.)	5	1008.49	2.14	0.15	0.87
p(p. inv + ep.rep)psi(.)	4	1009.27	2.91	0.10	0.97
p(p.perro)psi(.)	3	1013.01	6.65	0.02	0.99
p(p.perro + ep.rep)psi(.)	4	1015.04	8.68	0.01	1.00
p(ep. rep)psi(.)	3	1015.39	9.03	0.00	1.00
p(.)psi(.)	2	1062.90	56.54	0.00	1.00

Tabla 4. Modelos de detección para para el zorro gris (*Lycalopex gymnocercus*)

	nPars	AIC	ΔAIC	AICwt	cumltvWt
p(p.inv + ep. rep)psi(.)	4	338.61	0.00	0.35	0.35
p(p. inv)psi(.)	3	339.95	1.34	0.18	0.52
p(p.perro + p. inv + ep.	5	340.24	1.63	0.15	0.68
p(p. inv + p.perro)psi(.)	4	341.21	2.60	0.09	0.77
p(ep.rep)psi(.)	3	341.66	3.05	0.08	0.85
p(.)psi(.)	2	341.72	3.11	0.07	0.92
p(p.perro)psi(.)	3	342.81	4.19	0.04	0.96
p(p.perro + ep. rep)psi(.)	4	343.05	4.43	0.04	1.00

Tabla 5. Modelos de detección para el zorrillo (*Conepatus chinga*)

	nPars	AIC	ΔAIC	AICwt	cumltvWt
p(p.inv + ep. rep)psi(.)	4	1220.92	0.00	0.65	0.65
p(p.perro + p. inv + ep. rep)psi(.)	5	1222.53	1.60	0.29	0.95
p(p. inv)psi(.)	3	1227.88	6.95	0.02	0.97
p(ep. rep)psi(.)	3	1228.49	7.56	0.01	0.98
p(p. perro + ep.rep)psi(.)	4	1228.91	7.99	0.01	0.99
p(p.perro + p. inv)psi(.)	4	1229.88	8.95	0.01	1.00
p(p.perro)psi(.)	3	1238.83	17.91	0.00	1.00
p(.)psi(.)	2	1317.43	96.50	0.00	1.00

Tabla 6. Modelos de detección para para el mano pelada (*Procyon cancrivorus*)

	nPars	AIC	ΔAIC	AICwt	cumltvWt
p(p.inv)psi(.)	3	430.36	0.00	0.24	0.24
p(.)psi(.)	2	430.47	0.11	0.23	0.48
p(p. inv + ep. rep)psi(.)	4	431.61	1.25	0.13	0.61
p(ep. rep)psi(.)	3	431.92	1.56	0.11	0.72
p(p. perro)psi(.)	3	432.09	1.73	0.10	0.82
p(p.perro + p. inv)psi(.)	4	432.43	2.07	0.09	0.91
p(p.perro + ep. rep)psi(.)	4	433.67	3.31	0.05	0.95
p(p.perro + p. inv + ep. rep)psi(.)	5	433.73	3.37	0.05	1.00

Tabla 7. Modelo de ocupación para el gato montés (*Leopardus geoffroyi*)

	nPars	AIC	ΔAIC	AICwt	cumltvWt
p(.)psi(% For)	3	875.21	0.000	0.17329	0.17
p(.)psi(% Bos)	3	875.31	0.099	0.16495	0.34
p(.)psi(.)	2	875.96	0.747	0.11927	0.46
p(.)psi(Am3)	3	876.51	1.304	0.09027	0.55
p(.)psi(d.casas)	3	876.79	1.584	0.07848	0.63
p(.)psi(Am1)	3	876.88	1.675	0.07499	0.70
p(.)psi(% Hum)	3	877.66	2.451	0.05088	0.75
p(.)psi(Am2)	3	877.89	2.676	0.04546	0.80
p(.)psi(c.a)	3	877.95	2.738	0.04407	0.84
p(.)psi(Paisaje)	6	878.39	3.176	0.03541	0.88
p(.)psi(Est. veg)	5	879.33	4.125	0.02203	0.90
p(.)psi(Sitio)	4	879.61	4.403	0.01917	0.92
p(.)psi(Sitio + Antrópico)	5	879.74	4.528	0.01801	0.94
p(.)psi(Est. veg + Antrópico)	6	880.06	4.847	0.01535	0.95
p(.)psi(Paisaje + Antrópico)	7	880.16	4.948	0.01460	0.97
p(.)psi(Est. veg + Paisaje)	9	881.55	6.343	0.00727	0.97
p(.)psi(Sitio + Paisaje)	8	881.77	6.556	0.00653	0.98
p(.)psi(Sitio + Est. veg +	8	882.64	7.434	0.00421	0.98
p(.)psi(Sitio + Est. veg)	7	882.68	7.469	0.00414	0.99
p(.)psi(Sitio + Paisaje +	9	883.09	7.878	0.00337	0.99
p(.)psi(Paisaje + Est. veg +	10	883.18	7.966	0.00323	0.99
p(.)psi(Sitio + Paisaje + Est.	11	885.17	9.957	0.00119	1.00
p(.)psi(todas)	12	886.61	11.396	0.00058	1.00

Tabla 8. Modelo de ocupación para el margay (*Leopardus wiedii*)

	nPars	AIC	ΔAIC	AICwt	cumltvWt
p(.)psi(Am1)	3	552.26	0.00	0.1511	0.15
p(.)psi(Est. veg + Antrópico)	6	552.46	0.20	0.1368	0.29
p(.)psi(Paisaje + Est. veg + Antrópico)	10	553.04	0.77	0.1026	0.39
p(.)psi(Paisaje + Antrópico)	7	553.26	0.99	0.0920	0.59
p(.)psi(Sitio + Est. veg)	7	553.26	1.00	0.0917	0.68
p(.)psi(Sitio + Est. veg + Antrópico)	8	553.64	1.38	0.0759	0.75
p(.)psi(todas)	12	554.49	2.23	0.0496	0.80
p(.)psi(Est. veg)	5	554.63	2.36	0.0464	0.85
p(.)psi(Sitio + Paisaje + Antrópico)	9	556.61	4.34	0.0172	0.87
p(.)psi(% Bos)	3	556.72	4.46	0.0162	0.88
p(.)psi(Est. veg + Paisaje)	9	556.77	4.51	0.0159	0.90
p(.)psi(d.casas)	3	556.77	4.51	0.0158	0.91
p(.)psi(Sitio + Paisaje + Est. veg)	11	557.13	4.87	0.0133	0.93
p(.)psi(.)	2	557.26	5.00	0.0124	0.94
p(.)psi(% For)	3	557.74	5.48	0.0098	0.95
p(.)psi(Sitio + Antrópico)	5	557.88	5.62	0.0091	0.96
p(.)psi(Sitio)	4	557.91	5.64	0.0090	0.97
p(.)psi(Am3)	3	558.20	5.93	0.0078	0.98
p(.)psi(% Hum)	3	558.34	6.08	0.0072	0.98
p(.)psi(Am2)	3	558.76	6.49	0.0059	0.99
p(.)psi(c.a)	3	558.87	6.61	0.0056	0.99
p(.)psi(Paisaje)	6	559.23	6.96	0.0047	1.00
p(.)psi(Sitio + Paisaje)	8	561.71	9.44	0.0013	1.00

Tabla 9. Modelo de ocupación para el zorro perro (*Cerdocyon thous*)

	nPars	AIC	ΔAIC	AICwt	cumltvWt
p(.)psi(.)	2	1013.70	0.00	0.17023	0.17
p(.)psi(% For)	3	1013.97	0.28	0.14814	0.32
p(.)psi(% Hum)	3	1014.08	0.38	0.14083	0.46
p(.)psi(Am3)	3	1014.67	0.97	0.10455	0.56
p(.)psi(Am1)	3	1015.43	1.73	0.07166	0.64
p(.)psi(d.casas)	3	1015.51	1.81	0.06884	0.70
p(.)psi(Am2)	3	1015.64	1.95	0.06428	0.77
p(.)psi(c.a)	3	1015.68	1.98	0.06314	0.83
p(.)psi(% Bos)	3	1015.69	1.99	0.06281	0.89
p(.)psi(Sitio)	4	1017.39	3.69	0.02684	0.92
p(.)psi(Est. veg)	5	1018.34	4.64	0.01670	0.94
p(.)psi(Paisaje)	6	1018.56	4.87	0.01493	0.95
p(.)psi(Sitio + Antrópico)	5	1018.89	5.19	0.01271	0.97
p(.)psi(Sitio + Paisaje)	8	1019.97	6.28	0.00738	0.97
p(.)psi(Est. veg + Antrópico)	6	1020.10	6.40	0.00694	0.98
p(.)psi(Paisaje + Antrópico)	7	1020.56	6.87	0.00549	0.99
p(.)psi(Sitio + Est. veg)	7	1021.46	7.76	0.00351	0.99
p(.)psi(Sitio + Paisaje + Antrópico)	9	1021.97	8.27	0.00272	0.99
p(.)psi(Sitio + Paisaje + Est. veg)	11	1022.21	8.52	0.00241	0.99
p(.)psi(Est. veg + Paisaje)	9	1022.73	9.04	0.00186	1.00
p(.)psi(Sitio + Est. veg + Antrópico)	8	1022.84	9.14	0.00176	1.00
p(.)psi(todas)	12	1024.21	10.52	0.00089	1.00
p(.)psi(Paisaje + Est. veg +	10	1024.71	11.01	0.00069	1.00

Tabla 10. Modelo de ocupación para el zorro gris (*Lycalopex gymnocercus*)

	nPars	AIC	ΔAIC	AICwt	cumltvWt
p(.)psi(% Bos)	3	336.00	0.00	0.4229	0.42
p(.)psi(Paisaje + Antrópico)	7	338.46	2.46	0.1234	0.55
p(.)psi(Paisaje)	6	339.39	3.39	0.0776	0.62
p(.)psi(Am2)	3	339.89	3.89	0.0604	0.68
p(.)psi(Est. veg + Paisaje)	9	340.83	4.84	0.0377	0.72
p(.)psi(Paisaje + Est. veg + Antrópico)	10	340.96	4.96	0.0354	0.76
p(.)psi(.)	2	341.60	5.60	0.0257	0.82
p(.)psi(c.a)	3	341.96	5.97	0.0214	0.84
p(.)psi(Sitio + Paisaje + Antrópico)	9	342.21	6.21	0.0189	0.86
p(.)psi(Sitio + Est. veg)	7	342.31	6.31	0.0180	0.88
p(.)psi(Sitio + Paisaje)	8	342.43	6.43	0.0169	0.89
p(.)psi(d.casas)	3	343.18	7.18	0.0116	0.91
p(.)psi(Sitio)	4	343.28	7.28	0.0111	0.92
p(.)psi(% Hum)	3	343.38	7.38	0.0105	0.93
p(.)psi(% For)	3	343.38	7.38	0.0105	0.94
p(.)psi(todas)	12	343.49	7.50	0.0100	0.95
p(.)psi(Am3)	3	343.54	7.54	0.0097	0.96
p(.)psi(Am1)	3	343.57	7.57	0.0096	0.97
p(.)psi(Sitio + Paisaje + Est. veg)	11	343.68	7.69	0.0091	0.98
p(.)psi(Est. veg)	5	343.70	7.70	0.0090	0.98
p(.)psi(Sitio + Est. veg + Antrópico)	8	344.29	8.29	0.0067	0.99
p(.)psi(Est. veg + Antrópico)	6	345.15	9.15	0.0044	1.00
p(.)psi(Sitio + Antrópico)	5	345.25	9.26	0.0041	1.00

Tabla 11. Modelo de ocupación para el zorrillo (*Conepatus chinga*)

	nPars	AIC	ΔAIC	AICwt	cumltvWt
p(.)psi(% Bos)	3	1225.82	0.00	8.6e-01	0.86
p(.)psi(Paisaje)	6	1231.13	5.31	6.1e-02	0.92
p(.)psi(Paisaje + Antrópico)	7	1232.88	7.06	2.5e-02	0.95
p(.)psi(Est. veg + Paisaje)	9	1234.42	8.61	1.2e-02	0.96
p(.)psi(Sitio + Paisaje)	8	1235.07	9.25	8.5e-03	0.97
p(.)psi(Paisaje + Est. veg + Antrópico)	10	1236.19	10.37	4.8e-03	0.97
p(.)psi(Sitio + Paisaje + Est. veg)	11	1236.38	10.56	4.4e-03	0.98
p(.)psi(Sitio + Paisaje + Antrópico)	9	1236.84	11.02	3.5e-03	0.99
p(.)psi(.)	2	1237.80	11.99	2.2e-03	0.99
p(.)psi(todas)	12	1238.11	12.29	1.9e-03	0.99
p(.)psi(c.a)	3	1238.87	13.05	1.3e-03	0.99
p(.)psi(d.casas)	3	1239.22	13.40	1.1e-03	0.99
p(.)psi(Am1)	3	1239.38	13.56	9.8e-04	0.99
p(.)psi(Am2)	3	1239.46	13.65	9.4e-04	1.00
p(.)psi(Am3)	3	1239.56	13.74	9.0e-04	1.00
p(.)psi(% Hum)	3	1239.71	13.90	8.3e-04	1.00
p(.)psi(% For)	3	1239.80	13.98	8.0e-04	1.00
p(.)psi(Sitio)	4	1240.15	14.33	6.7e-04	1.00
p(.)psi(Sitio + Antrópico)	5	1240.46	14.65	5.7e-04	1.00
p(.)psi(Est. veg)	5	1242.76	16.94	1.8e-04	1.00
p(.)psi(Est. veg + Antrópico)	6	1244.14	18.32	9.1e-05	1.00
p(.)psi(Sitio + Est. veg)	7	1244.45	18.63	7.8e-05	1.00
p(.)psi(Sitio + Est. veg + Antrópico)	8	1244.92	19.10	6.1e-05	1.00

Tabla 12. Modelo de ocupación para el mano pelada (*Procyon cancrivorus*)

	nPars	AIC	ΔAIC	AICwt	cumltvWt
p(.)psi(Paisaje)	6	420.15	0.00	0.35908	0.36
p(.)psi(Paisaje + Antrópico)	7	421.56	1.41	0.17720	0.54
p(.)psi(Sitio + Paisaje)	8	422.80	2.65	0.09536	0.63
p(.)psi(Sitio)	4	423.16	3.01	0.07964	0.71
p(.)psi(% Hum)	3	423.36	3.21	0.07209	0.78
p(.)psi(Est. veg + Paisaje)	9	424.43	4.28	0.04216	0.83
p(.)psi(Sitio + Paisaje + Antrópico)	9	424.67	4.53	0.03731	0.86
p(.)psi(Sitio + Antrópico)	5	425.06	4.92	0.03073	0.89
p(.)psi(c.a)	3	425.07	4.93	0.03059	0.92
p(.)psi(Paisaje + Est. veg +	10	426.18	6.03	0.01760	0.94
p(.)psi(Sitio + Paisaje + Est. veg)	11	427.41	7.26	0.00950	0.97
p(.)psi(Sitio + Est. veg)	7	427.63	7.49	0.00850	0.98
p(.)psi(todas)	12	429.31	9.17	0.00367	0.98
p(.)psi(Am1)	3	429.54	9.40	0.00327	0.98
p(.)psi(Sitio + Est. veg + Antrópico)	8	429.59	9.44	0.00320	0.99
p(.)psi(% Bos)	3	429.99	9.84	0.00262	0.99
p(.)psi(Am2)	3	430.16	10.01	0.00241	0.99
p(.)psi(.)	2	430.35	10.20	0.00219	0.99
p(.)psi(Est. veg)	5	430.91	10.77	0.00165	1.00
p(.)psi(d.casas)	3	431.44	11.29	0.00127	1.00
p(.)psi(Am3)	3	432.34	12.19	0.00081	1.00
p(.)psi(% For)	3	432.35	12.20	0.00080	1.00
p(.)psi(Est. veg + Antrópico)	6	432.44	12.29	0.00077	1.00